

N° 815

THÈSE

présentée à l'UNIVERSITÉ DE PARIS SUD
Centre d'ORSAY

pour obtenir
le grade de DOCTEUR ES SCIENCES NATURELLES

par
Raymond SUBRA

ETUDES ÉCOLOGIQUES SUR *CULEX PIPIENS FATIGANS* WIEDEMANN, 1828
(*DIPTERA, CULICIDAE*) DANS UNE ZONE URBAINE DE SAVANE SOUDANIENNE
OUEST-AFRICAINE

Soutenue le 30-6-71 devant la Commission d'Examen :

MM. B. POSSOMPES

Président

J. BERGERARD

R. LE BERRE

O.R.S.T.O.M.

PARIS

1974

Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine ⁽¹⁾.

Différenciation de diverses souches par leurs relations d'incompatibilité

R. SUBRA

Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M.
Tananarive - Rép. Malgache

RÉSUMÉ.

Neuf souches ouest-africaines de *C. p. fatigans* ont été croisées entr'elles. Des cas d'incompatibilités ont été mis en évidence, et ils ont permis de faire apparaître les relations existant entre la population de Bobo-Dioulasso, où a été effectuée notre étude écologique, et des populations de zones climatiques diverses.

Ces incompatibilités se manifestent lors des croisements entre la souche « Thiès » et les autres souches, à l'exception de celle de Ouagadougou. Elles sont unidirectionnelles, d'une part entre les femelles de Thiès et les mâles de Sassandra, Abidjan, Lomé et Niamey, d'autre part entre les mâles de Thiès et les femelles de Bamako. Les moustiques de Thiès et Monrovia ne sont compatibles dans aucune direction. Par analogie avec les résultats obtenus par d'autres auteurs, il a été admis que ces incompatibilités étaient de type cytoplasmique.

Deux hypothèses ont été émises pour expliquer les résultats particuliers obtenus lors du croisement « Bobo-Dioulasso » $\times$ « Thiès ». La première repose sur la présence d'une population homogène, aussi bien à Thiès qu'à Bobo-Dioulasso, mais les phénomènes d'incompatibilité résultant du croisement de ces deux populations ne se manifestent pas dans tous les cas. La seconde hypothèse repose sur l'existence dans l'une de ces localités de deux populations différentes, compatibles entr'elles. Leur croisement avec les individus de l'autre

population fait apparaître une incompatibilité unidirectionnelle, de type cytoplasmique, chez chacune d'elles, ces deux incompatibilités étant de sens opposé.

Les résultats obtenus par d'autres auteurs, de croisements entre des moustiques de Thiès et des moustiques d'origines diverses permettent de penser que ces deux populations sont présentes à Thiès plutôt qu'à Bobo-Dioulasso. En envisageant, cependant, leur existence dans cette dernière localité, l'auteur discute la valeur d'une telle distinction et son incidence sur l'étude écologique de *C. p. fatigans* dans un biotope isolé.

ABSTRACT.

The cross-mating of nine west African populations of *C. p. fatigans* revealed the existence of incompatibilities between them. These incompatibilities show the phyletic relations between the population of that mosquito in Bobo Dioulasso, where ecological studies were carried out, and other populations of the same one, elsewhere in west Africa.

The population from Thiès is totally compatible with the one from Ouagadougou. Incompatibility is unidirectional between the females from Thiès and the males from Sassandra, Abidjan, Lome and Niamey. Males from Thiès are not compatible with females from Bamako. In the case of the populations of Thiès and Monrovia, there is a complete incompatibility. The situation is different in the case of Thiès and Bobo Dioulasso where incompatibility is never total. By analogy with the results obtained by other authors, the author admits that these incompatibilities are of cytoplasmic origin.

(1) Ce travail a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat, soutenue le 30 juin 1971, à la Faculté des Sciences d'Orsay. Jury : MM. POSSOMPÈS (Président), BERGERARD (Rapporteur), R. LE BERRE.

To explain the results obtained in the crossings of mosquitoes from Thiès and Bobo Dioulasso two theories are proposed. According to the first the populations would be homogenous in both cases. But an incomplete incompatibility would exist and manifest itself in part of the cases. The other hypothesis supposes that one of the two populations is heterogenous and made up of two interfertile strains. Each of these strain would be incompatible in one direction with the *C. p. fatigans* population of the other area.

The results obtained by other authors when crossing Thiès mosquitoes with other west african population lead one to suppose that it is in Thiès that are found the two strains rather than in Bobo Dioulasso. In the less probable case that the situation should be the reverse, the author studies the implications for the ecological results already obtained.

1. INTRODUCTION.

En Afrique de l'Ouest, *C. p. fatigans* est essentiellement limité aux zones urbaines. Les différentes populations sont donc relativement bien isolées les unes des autres. Aussi, dans ces conditions, une étude comparative effectuée sous l'angle des incompatibilités sexuelles était susceptible d'apporter des informations sur les relations existant entre la population de Bobo-Dioulasso où a été effectuée notre étude écologique sur *C. p. fatigans*, et d'autres populations ouest-africaines.

Outre son intérêt purement scientifique, le phénomène de l'incompatibilité sexuelle est également susceptible de fournir les bases d'applications pratiques très importantes. En effet, *C. p. fatigans* est un vecteur important de filariose de Bancroft dans de nombreuses régions du globe et il tend à coloniser toutes les zones tropicales en voie d'urbanisation ou même à peuplement humain dense. Cette tendance à l'expansion est particulièrement marquée en Afrique Occidentale (HAMON *et al.*, 1967). De plus ce moustique est très anthropophile et il cause une gêne considérable aux habitants des zones qu'il a colonisées. Les traitements insecticides dirigés contre lui, ont pratiquement entraîné la sélection de populations résistantes aux insecticides chlorés (HAMON et MOUCHET, 1967). Parmi les solutions envisagées pour remplacer l'emploi des insecticides, figure précisément l'utilisation du phénomène d'incompatibilité sexuelle qui a déjà reçu un commencement d'application sur le terrain en Birmanie (LAVEN, 1967 a).

2. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES.

GHELELOVITCH (1952) a observé que des croisements effectués entre certaines souches de *Culex pipiens* Linné, 1758, étaient fertiles dans une direction et stériles dans l'autre. Il a été amené à penser que le détermi-

nisme génétique de cette stérilité était d'origine cytoplasmique, ce que LAVEN (1953, 1957 a et b) a d'ailleurs démontré par la suite. De nombreux autres cas de stérilité, auxquels LAVEN (1967 b, in WRIGHT et PAL) a attribué la même origine ont été ensuite observés entre diverses souches paléarctiques et néarctiques de la même espèce.

Ce phénomène se traduit par la mort de l'embryon dans l'œuf (de tels embryons sont parthénogénétiques, la pénétration du sperme ayant simplement stimulé le développement embryonnaire). Lorsqu'il y a incompatibilité d'origine cytoplasmique entre deux souches, elle est habituellement unidirectionnelle, le croisement étant stérile dans un sens, mais fertile dans l'autre ; dans certains cas, cependant, la stérilité est bidirectionnelle. Il a été ainsi possible de grouper les populations naturelles en un certain nombre de formes dont le statut systématique n'est pas encore parfaitement défini (LAVEN, 1967 b - MATTINGLY, 1967).

A cette notion relativement simple, de compatibilité et d'incompatibilité, BARR (1966) a ajouté celle de compatibilité partielle qu'il décrit comme une absence d'éclosions au cours de croisements qui ne sont pas incompatibles. Il a observé un tel phénomène (1969) dans le croisement entre les femelles d'une souche de Californie (Stockon) et les mâles d'une souche australienne (Melbourne). Les pontes obtenues avaient pu être classées en trois groupes :

- dans celles du premier groupe, un certain nombre de larves (5,9 % du total des œufs pondus) avaient éclos. Dans les œufs non éclos, on pouvait distinguer des embryonnés et des non embryonnés, les premiers étant beaucoup moins nombreux que les seconds.
- aucune éclosion n'avait été observée dans les pontes du deuxième groupe dont les œufs, cependant, pouvaient se classer en embryonnés et non embryonnés, ici aussi les plus nombreux.
- le troisième groupe, enfin, ne comptait qu'une ponte dont tous les œufs appartenaient à la catégorie « non embryonnés ».

3. METHODES DE TRAVAIL.

Grâce à des récoltes effectuées dans diverses localités ouest-africaines, 9 souches différentes de *C. p. fatigans* ont été mises en colonies et croisées au laboratoire d'entomologie du Centre Muraz, à Bobo-Dioulasso. Ces souches étaient originaires de Thiès (Sénégal), Bamako (Mali), Monrovia (Libéria), Bobo-Dioulasso et Ouagadougou (Haute-Volta), Abidjan et Sassandra (Côte-d'Ivoire), Lomé (Togo) et Niamey (Niger) (voir figure 1). Aussi souvent que possible, les souches de laboratoire étaient remplacées par des individus récoltés dans les localités d'origine.



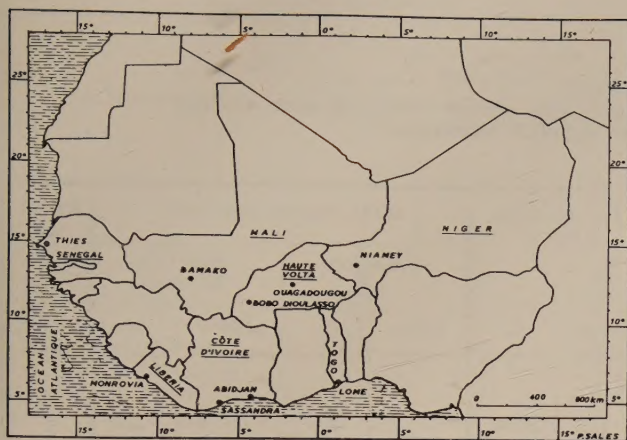


FIG. 1. — Localisation des souches ouest-africaines de *Culex pipiens fatigans* chez lesquelles ont été étudiés les phénomènes d'incompatibilité.

Lors de chaque croisement, les nymphes de chacune des deux souches étudiées, étaient placées dans des tubes individuels. A l'éclosion des adultes, les mâles d'une souche étaient lâchés dans une cage avec les femelles de l'autre souche, et *vice versa*. Un croisement témoin était également effectué. Pour chacune de ces expérimentations, une trentaine de femelles et une soixantaine de mâles étaient habituellement utilisés. Deux à trois jours après avoir été lâchées, les femelles étaient nourries sur poulet. Lorsqu'elles étaient devenues gravides, chacune d'elles était placée dans un tube de verre dont le fond contenait un peu d'eau polluée, ce qui permettait d'obtenir des pontes isolées.

L'éclosion, dans le cas où il y avait compatibilité se produisait habituellement une trentaine d'heures après la ponte. La numération des œufs était effectuée le jour suivant, soit 50 à 60 heures après la ponte. Dans le cas où il y avait incompatibilité, elle avait lieu 70 à 80 heures après la ponte. Pour chaque ponte, ont été comptés les œufs éclos et non éclos. Dans cette dernière catégorie, nous avons habituellement distingué les œufs embryonnés et non embryonnés (cette distinction n'a pas été faite lors de nos premiers croisements : Bamako $\times$ Sassandra et φ Thiès $\times$ σ Bamako).

Dans les cas où nous avons observé une incompatibilité entre 2 souches, nous avons effectué une nouvelle expérimentation, lorsque cela était possible, afin d'obtenir une confirmation de cette incompatibilité.

Dans certains croisements, les femelles n'avaient pas été fécondées par les mâles, pour des raisons que nous ignorons, et aucune éclosion, évidemment, n'était observée dans les pontes individuelles. Nous n'avons pas considéré, bien entendu, qu'il y avait incompatibilité et avons, là aussi, effectué de nouvelles expérimentations au cours desquelles la fécondité se produisait normalement.

Tous les croisements n'ont pu être achevés, par suite de la perte accidentelle de certaines souches qu'il n'a pas été possible de remplacer.

4. RESULTATS.

4.1. Résultats d'ensemble.

Les résultats de nos observations sont donnés dans le tableau 1. Le cas des croisements Thiès $\times$ Bobo-Dioulasso sera examiné ultérieurement.

Sur 57 croisements effectués, 6 incompatibilités ont été observées et elles intéressent toutes la souche Thiès. Cinq d'entr'elles sont unidirectionnelles : φ Thiès $\times$ σ Abidjan, φ Thiès $\times$ σ Sassandra, φ Thiès $\times$ σ Lomé, φ Thiès $\times$ σ Niamey et φ Bamako $\times$ σ Thiès. Dans les 4 premiers cas, l'incompatibilité s'observe dans le sens φ Thiès $\times$ σ d'une des souches précitées. Dans le cinquième cas au contraire, elle s'observe dans le sens σ Thiès $\times$ φ Bamako. La sixième incompatibilité est bidirectionnelle et intéresse les souches de Thiès et Monrovia dont le croisement est stérile dans les deux sens.

La souche de Ouagadougou est compatible, dans les deux sens, avec toutes les autres souches étudiées.

4.2. Croisements Thiès $\times$ Bobo-Dioulasso.

Un premier croisement effectué dans le sens φ Thiès $\times$ σ Bobo-Dioulasso et portant sur 13 femelles, avait donné le résultat suivant :

- larves ayant éclos : 70,81 % ;
- œufs embryonnés n'ayant pas éclos : 10,15 % ;
- œufs non embryonnés : 19,04 %.

Il avait été conclu de ces résultats que les deux populations étaient compatibles dans le sens φ Thiès $\times$ σ Bobo-Dioulasso (SUBRA *et al.*, 1968).

Une deuxième expérience effectuée ultérieurement et portant sur un nombre de pontes beaucoup plus élevé, avait donné des résultats différents qui sont résumés dans le tableau 2. Lorsque le croisement est effectué dans le même sens que précédemment, les pontes, dans leur grande majorité donnent un nombre de larves important, mais aucune éclosion n'est observée chez 8 d'entr'elles. Dans le croisement réciproque, σ de Thiès $\times$ φ Bobo-Dioulasso, on obtient un résultat à peu près inverse, la plus grande partie des pontes n'éclosant pas normalement.

Les résultats numériques de ces croisements sont développés dans le tableau 3. Dans le croisement φ Bobo-Dioulasso $\times$ σ Thiès, nous avons une majorité de pontes qui n'éclosent pas. Certaines d'entr'elles ne contiennent même que des œufs non embryonnés. Quel-

TABLEAU 1

Etude des compatibilités et incompatibilités cytoplasmiques existant entre différentes souches ouest-africaines de *C.p. fatigans*. Résultats numériques

Croisements	Nbre de pontes observ.	Nbre de pontes comptées	Nombre d'œufs	Larves ayant éclos		Œufs n'ayant pas éclos				Résultat
				Nbre	%	Embryonnés		Non embryonnés		
						Nbre	%	Nbre	%	
♀ Abidjan × Bamako ♂	3	3	424	413	97,4	2	0,5	9	2,1	+
Abidjan × Bobo	9	6	775	769	99,2	—	—	6	0,8	+
Abidjan × Lomé	21	9	2 042	1 975	96,72	11	0,54	56	2,74	+
Abidjan × Monrovia	8	8	1 078	1 062	98,52	2	0,19	14	1,29	+
Abidjan × Sassandra	26	7	985	967	98,2	4	0,4	14	1,4	+
Abidjan × Thiès	11	10	2 562	2 487	97,07	18	0,70	57	2,23	+
♀ Bamako × Abidjan ♂	10	10	1 550	897	57,87	285	18,39	368	23,74	+
Bamako × Bobo	9	9	1 910	1 885	98,69	5	0,26	20	1,05	+
Bamako × Monrovia										
Bamako × Niamey	11	11	2 835	2 692	94,96	2	0,07	141	4,97	+
Bamako × Ouagadougou	6	6	1 312	1 050	80,03	19	1,45	243	18,52	+
Bamako × Sassandra	9	9	2 044	2 012	98,43					+
Bamako × Thiès	18	11	2 100	—	—	1 505	71,67	595	28,33	—
♀ Bobo × Abidjan ♂	16	7	1 600	1 578	98,62	4	0,25	18	1,13	+
Bobo × Bamako	17	17	1 921	2 885	98,77	3	0,10	33	1,13	+
Bobo × Lomé	16	8	1 650	1 514	91,76	48	2,91	88	5,33	+
Bobo × Monrovia	16	16	2 783	2 538	91,20	58	2,08	187	6,72	+
Bobo × Niamey	11	11	2 190	2 146	97,99	14	0,64	30	1,37	+
Bobo × Ouagadougou	11	11	1 790	1 651	92,23	37	2,07	102	5,70	+
Bobo × Sassandra	5	5	936	901	96,3	4	0,4	31	3,3	+
Bobo × Thiès	Voir les tableaux spéciaux consacrés à ce croisement									
♀ Lomé × Abidjan ♂	25	5	1 162	1 115	95,96	12	1,03	35	3,61	+
Lomé × Bobo	5	4	289	282	97,6	—	—	7	2,4	+
Lomé × Niamey	13	5	471	461	97,9	2	0,4	8	1,7	+
Lomé × Thiès	4	4	743	697	93,8	5	0,7	41	5,5	+
♀ Monrovia × Abidjan ♂	17	16	3 407	3 226	94,69	7	0,21	174	5,10	+
Monrovia × Bamako	14	14	2 369	2 321	97,97	3	0,13	45	1,90	+
Monrovia × Bobo	3	3	403	293	72,7	1	0,2	109	27,1	+
Monrovia × Ouagadougou	17	17	2 526	2 337	92,51	8	0,32	181	7,17	+
Monrovia × Thiès	25	22	4 014	14	0,35	1 060	26,41	2 940	73,24	—
♀ Niamey × Bamako ♂	11	11	1 944	1 900	97,74	2	0,10	42	2,16	+
Niamey × Bobo	20	20	3 194	3 146	98,50	1	0,03	47	1,47	+
Niamey × Lomé	24	5	829	822	99,1	3	0,4	4	0,5	+
Niamey × Ouagadougou	18	18	3 837	3 514	91,58	95	2,48	228	5,94	+
Niamey × Sassandra	13	13	2 849	2 787	97,82	1	0,04	61	2,14	+
Niamey × Thiès	12	12	2 626	2 301	87,62	38	1,45	287	10,93	+

Croisements	Nbre de pontes observ.	Nbre de pontes comptées	Nombre d'œufs	Larves ayant éclos		Œufs n'ayant pas éclos				Résultat
				Nbre	%	Embryonnés		Non embryonnés		
						Nbre	%	Nbre	%	
♀ Ouaga. × Abidjan ♂ ..	6	6	771	731	94,8	4	0,5	36	4,7	+
Ouaga. × Bamako ..	8	8	541	523	96,7	4	0,7	14	2,6	+
Ouaga. × Bobo	13	13	2 251	2 053	91,20	31	1,38	167	7,42	+
Ouaga. × Monrovia ..	5	5	435	418	96,1	5	1,1	12	2,8	+
Ouaga. × Niamey ...	14	14	2 804	2 642	94,22	81	2,89	81	2,89	+
Ouaga. × Sassandra ..	15	15	2 520	2 444	96,98	6	0,24	70	2,78	+
Ouaga. × Thiès	4	4	657	619	94,2	7	4,7	31	1,1	+
♀ Sassandra × Abidjan ♂ ..	9	7	839	814	97,0	12	1,4	13	1,6	+
Sassandra × Bamako ..	16	16	2 979	2 929	98,32					+
Sassandra × Bobo ...	10	10	1 945	1 796	92,34	4	0,2	145	7,46	+
Sassandra × Niamey ..	18	18	4 243	3 976	93,71	48	1,13	219	5,16	+
Sassandra × Ouaga. .	2	2	305	283	92,8	1	0,3	21	6,9	+
Sassandra × Thiès ..	9	9	1 612	1 519	94,23					+
♀ Thiès × Abidjan ♂	18	18	2 907	—	—	1 633	56,17	1 274	43,83	—
Thiès × Bamako	18	18	3 467	3 279	94,58					+
Thiès × Bobo	Voir les tableaux spéciaux consacrés à ce croisement									
Thiès × Lomé	17	17	2 812	—	—	2 452	87,20	360	12,80	—
Thiès × Monrovia ..	42	42	7 092	2	0,03	6 356	89,62	734	10,35	—
Thiès × Niamey	15	15	3 016	—	—	962	31,90	2 054	68,10	—
Thiès × Ouaga.	10	10	2 214	1 926	87,00	57	2,57	231	10,43	+
Thiès × Sassandra ..	13	13	2 686	—	—	2 498	93,00	188	7,00	—

TABLEAU 2

Résultats des croisements entre les souches de *C.p. fatigans* de Bobo-Dioulasso et de Thiès

	Croisements			
	♂ Bobo × ♀ Bobo	♂ Thiès × ♀ Thiès	♂ Thiès × ♀ Bobo	♂ Bobo × ♀ Thiès
Nombre de pontes observées	22	15	99	88
Nombre de pontes écloses	22	15	12	80
Nombre de pontes non écloses ..	—	—	87	8

ques pontes, enfin, avaient éclos normalement. Dans le croisement réciproque, nous obtenons une majorité de pontes éclochant normalement et quelques cas de non éclosions où les œufs embryonnés sont tout de même en majorité.

4.3. Différents types de souches mis en évidence au cours de cette étude.

Les résultats obtenus lors de ces divers croisements ont été condensés dans le tableau 4 et nous per-

TABLEAU 3

Croisements effectués entre les souches de *C.p. fatigans* de Thiès et de Bobo-Dioulasso

Croisements	Pontes ayant éclos				Pontes n'ayant pas éclos				
	Nombre de pontes comptées	Œufs éclos	Œufs non éclos		Pontes présentant des œufs embryonnés et non embryonnés			Pontes présentant seulement des œufs non embryonnés	
			em-bryonnés	non em-bryonnés	Nombre de pontes comptées	Œufs em-bryonnés	Œufs non em-bryonnés	Nombre de pontes comptées	Nombre d'œufs
♀ Bobo × ♂ Bobo	12	2 478 <i>96,91</i>	21 <i>0,82</i>	58 <i>2,27</i>	—	—	—	—	—
♀ Thiès × ♂ Thiès	12	2 509 <i>95,33</i>	97 <i>3,69</i>	26 <i>0,99</i>	—	—	—	—	—
♀ Bobo × ♂ Thiès	<i>a</i> 11	1 880 <i>92,84</i>	60 <i>2,96</i>	85 <i>4,20</i>	21	25,70	1 547	3	623
	<i>b</i> 1	23 <i>6,44</i>	42 <i>20,79</i>	147 <i>72,77</i>					
♀ Thiès × ♂ Bobo	31	5 744 <i>95,45</i>	43 <i>0,71</i>	231 <i>3,84</i>	5	887 <i>93,27</i>	64 <i>6,73</i>	—	—

a : pontes dont les œufs, dans leur grande majorité, avaient éclos.*b* : cas particulier d'une ponte dont la plupart des œufs n'étaient pas embryonnés.

Les nombres en italique indiquent les pourcentages d'œufs ayant éclos et d'œufs non éclos, embryonnés et non embryonnés dans chacune des catégories considérées.

mettent de classer les souches étudiées en six types différents du point de vue des incompatibilités :

- la souche « Ouagadougou », compatible avec toutes les autres souches étudiées ;
- les souches du type « Abidjan, Sassandra, Lomé, Niamey », dont les mâles sont incompatibles avec les femelles de la souche « Thiès » ;
- la souche « Bamako » dont les femelles sont incompatibles avec les mâles de Thiès ;
- la souche « Thiès » qui présente une incompatibilité unidirectionnelle avec les 5 souches précédentes et une incompatibilité bidirectionnelle avec la souche « Monrovia », et semble être constituée d'individus compatibles entr'eux, mais réagissant de façon dissemblable à l'égard de la souche « Bobo-Dioulasso ».
- la souche « Monrovia », incompatible dans les deux sens avec la souche « Thiès », mais compatible avec les autres souches.

- la souche « Bobo-Dioulasso », dont les individus se comportent différemment, le croisement avec Thiès étant ou non compatible.

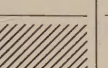
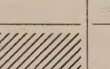
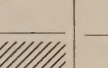
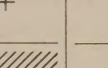
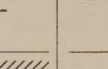
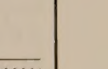
5. DISCUSSION.

Les incompatibilités observées au cours de ces croisements sont du même type que celles décrites dans les différents travaux qui ont été rapportés au début de ce travail, et on peut donc admettre qu'elles sont de type cytoplasmique, à l'exception peut-être des croisements Thiès × Bobo-Dioulasso.

5.1. Problème des croisements Thiès × Bobo-Dioulasso.

Nous écarterons d'abord, dans ce dernier cas, la possibilité d'un mélange entre diverses souches, puisque ces croisements ont été effectués avec les descendants

TABLEAU 4
Résultat des croisements effectués entre différentes souches ouest-africaines de *C.p. fatigans*

♀ ♂	Bobo	Bamako	Niamey	Ouagadougou	Thiès	Sassandra	Abidjan	Lomé	Monrovia
Bobo		+	+	+	Voir tableaux spéciaux	+	+	+	+
Bamako	+		+	+	—	+	+	/	/
Niamey	+	+		+	+	+	/	+	/
Ouagadougou .	+	+	+		+	+	+	/	+
Thiès	voir tableaux spéciaux	+	—	+		—	—	—	—
Sassandra	+	+	+	+	+		+	/	/
Abidjan	+	+	/	+	+	+		+	+
Lomé	+	/	+	/	+	/	+		/
Monrovia	+	+	/	+	—	/	+	/	

+ = croisement normal.

— = incompatibilité cytoplasmique.

/ = croisement non effectué.

directs de femelles capturées gorgées à Thiès et à Bobo-Dioulasso.

Les résultats du croisement ♀ Bobo × ♂ Thiès sont assez analogues à ceux obtenus par BARR (1969), mais il n'y a pas d'analogie dans le croisement réciproque (une majorité de pontes éclosant normalement et quelques cas de non éclosion où les œufs embryonnés sont tout de même les plus nombreux).

Deux hypothèses peuvent alors expliquer nos résultats.

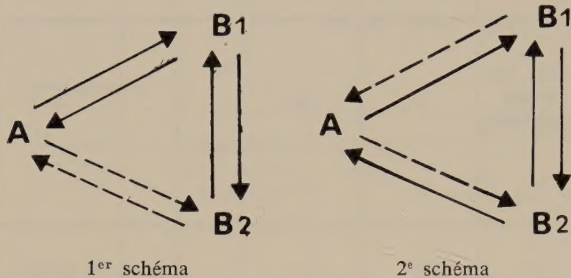
— Les souches récoltées dans chacune des 2 localités sont génétiquement homogènes et l'interaction des facteurs responsables de l'incompatibilité (qu'ils aient un déterminisme génétique ou cytoplasmique) ne présente pas 100 % d'efficacité, par suite de variations aléatoires du phénotype cellulaire, ou en fonction de variations, non contrôlées, de facteurs externes.

— L'efficacité de l'interaction est de 100 %, mais il existe une hétérogénéité génétique chez les moustiques originaires de ces deux villes. Dans chaque localité seraient présentes deux populations différentes. Les croisements des individus originaires de l'une de ces localités avec les individus originaires de l'autre, seraient soit compatibles, soit incompatibles, plusieurs possibilités pouvant rendre compte de nos résultats. Il n'y aurait d'ailleurs pas incompatibilité entre les populations d'une même localité, comme l'ont montré les croisements témoins rapportés dans les tableaux 2 et 3 et ceux effectués lors des expérimentations précédentes.

Il existe cependant, d'autres explications à nos résultats, basées sur l'hypothèse plus simple de l'existence, dans l'une des localités, d'une population unique, que nous appellerons A, et dans l'autre localité de deux

populations qui seront désignées sous les appellations de B1 et B2.

Deux schémas différents peuvent alors représenter les résultats que nous avons obtenus :



Les flèches, en traits pleins, désignent un croisement normal, celles en pointillé, une incompatibilité.

Dans l'hypothèse où l'on retiendrait le premier schéma, on devrait obtenir le même pourcentage d'éclosions et de non éclosions quel que soit le sens dans lequel est effectué le croisement. Les résultats rapportés dans le tableau 1 indiquent manifestement qu'une telle possibilité ne peut être retenue.

Si l'on désigne par p et q les proportions respectives des formes B1 et B2, le deuxième schéma donnerait les résultats suivants :

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{♂ B1} \times \text{♀ A} \\ = p \% \text{ d'éclosions} \\ \text{♂ B2} \times \text{♀ A} \\ = q \% \text{ de non éclosions} \end{array} \right. \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{♀ B1} \times \text{♂ A} \\ = p \% \text{ de non éclosions} \\ \text{♀ B2} \times \text{♂ A} \\ = q \% \text{ d'éclosions} \end{array} \right.$$

Le pourcentage d'éclosions obtenues dans l'un des croisements est ici égal au pourcentage de non éclosions obtenues dans l'autre croisement.

L'examen de nos données (tabl. 1) indique que le pourcentage des éclosions est égal à 12 % dans le croisement ♂ Thiès $\times$ ♀ Bobo-Dioulasso et que celui des non éclosions dans le croisement ♀ Thiès $\times$ ♂ Bobo-Dioulasso est égal à 9 %. Par ailleurs les mêmes pourcentages observés dans le croisement inverse sont respectivement égaux à 91 % et 88 %. Ces pourcentages très voisins ne diffèrent pas significativement et nous amènent donc à penser que le mécanisme de nos croisements est analogue à celui que nous avons décrit dans le schéma n° 2.

La population de l'une des localités serait donc homogène, et il y aurait dans l'autre localité deux populations se comportant de manière différente, au moins du point de vue d'une incompatibilité qui pourrait être de type cytoplasmique comme dans les autres croisements. Ce schéma est du moins l'explication la plus simple rendant compte de ces observations. Les deux populations n'y sont d'ailleurs pas représentées de manière égale, mais dans des proportions de l'ordre de 10 % à 90 %, tout au moins lorsqu'ont été effectués nos croisements.

5.2. Valeur des résultats d'ensemble obtenus au cours de cette étude.

Les croisements rapportés dans le présent travail ont été effectués à partir de moustiques récoltés dans diverses localités à une époque donnée. Dans les cas où nous avons observé des incompatibilités, les croisements ont été refaits certes, mais avec des individus descendants de ceux utilisés pour le croisement initial (à l'exception du croisement « Thiès $\times$ Bobo-Dioulasso »). Nous n'avons pas la preuve que des expériences effectuées avec des insectes capturés à d'autres saisons auraient donné des résultats comparables. Aussi pouvons-nous seulement conclure que ces divers croisements ont montré la présence, dans certaines souches, d'individus compatibles ou incompatibles avec des sujets d'origine différente. Les résultats enregistrés par nous-mêmes dans le croisement « Bobo-Dioulasso $\times$ Thiès », et ceux obtenus par EYRAUD et MOUCHET (1970) avec les souches « Brazzaville et Thiès », nous paraissent à ce sujet particulièrement significatifs.

LAVEN (1969) avait observé que le croisement « Bobo-Dioulasso $\times$ Thiès » était fertile dans les deux sens. Pour EYRAUD et MOUCHET (1970) il y a également une compatibilité bidirectionnelle. Il est toutefois important de noter que leurs observations ont été effectuées sur un nombre de pontes beaucoup plus restreint que le notre (8 et 6 pontes pour LAVEN, 10 et 25 pontes pour EYRAUD et MOUCHET). Nous-mêmes, d'ailleurs, en opérant sur un nombre de pontes réduit, nous avons décrit une comptabilité normale dans le croisement ♀ Thiès $\times$ ♂ Bobo-Dioulasso (SUBRA *et al.*, 1968). Il n'est donc pas improbable que des croisements effectués avec des individus plus nombreux ou capturés à d'autres saisons auraient fourni à ces divers auteurs des résultats peut-être différents.

5.3. Incidence de ces phénomènes d'incompatibilité sur d'éventuelles études écologiques.

Dans la mesure où on retient l'hypothèse de l'existence de deux populations, soit à Thiès, soit à Bobo-Dioulasso, est-il possible de les rattacher à l'un ou à l'autre de ces deux souches ? Aucun élément tangible ne le permet, mais il est important de remarquer que la souche « Thiès » ne se comporte pas de manière homogène lorsqu'on la croise avec d'autres souches africaines comme « Brazzaville » (EYRAUD et MOUCHET, 1969). Ce comportement hétérogène de la souche « Thiès », nous amène donc à penser qu'il y a dans cette localité deux populations différentes. La population de Bobo-Dioulasso serait quant à elle, homogène, au moins du point de vue de l'incompatibilité. Elle se prêterait donc parfaitement à une étude écologique. Dans le cas peu vraisemblable où les deux populations seraient présentes à Bobo-Diou-

lasso, l'incidence d'une telle hétérogénéité sur une étude de ce genre paraît minime. En effet la seule expression phénotypique connue des facteurs transmis par le cytoplasme, est la compatibilité ou l'incompatibilité (LAVEN, 1967 c). Dans le cas présent cette manifestation ne s'observe même pas au niveau des deux populations, mais seulement lorsqu'on les croise avec une population d'origine géographique différente. De plus elles occupent toutes deux un biotope commun et bien isolé (la ville de Bobo-Dioulasso ou celle de Thiès) et comme elles sont interfertiles il est peu probable qu'elles se différencient en populations écologiquement différentes.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements aux personnes qui nous ont apporté leur aide au cours de la réalisation et de la rédaction de ce travail : M^{me} J. BEISSON, le Docteur A.-R. BARR, M. le Professeur BERGERARD, M. J. COZ, M. le Professeur GRENIER, M. J. HAMON, M. R. LE BERRE. Nos remerciements vont également à M. P. SALES qui a réalisé la carte illustrant ce travail, et à MM. R. ACCROMBESSI et V. K. OUEDRAOGO pour leur aide technique.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 7 janvier 1972.

BIBLIOGRAPHIE

- BARR (A. R.), 1966. — Cytoplasmic incompatibility as a means of eradication of *Culex pipiens* L. *Proc. Pap. 34th ann. Conf. Calif. Mosq. Control Ass., Monterey*, 32-35.
- BARR (A. R.), 1969. — Partial compatibility and its effect on eradication by the incompatible male method. *Proc. Pap. 37th ann. Conf. Calif. Mosq. Control Ass., Los Angeles*, 19-24.
- EYRAUD (M.) et MOUCHET (J.), 1970. — Incompatibilités cytoplasmiques entre des souches de *Culex pipiens fatigans* Wied. d'Afrique, d'Asie et d'Amérique. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **8**, 69-82.
- GHELELOVITCH (S.), 1952. — Sur le déterminisme génétique de la stérilité dans les croisements entre différentes souches de *Culex autogenicus* Roubaud. *C.R. Acad. Sciences, Paris*, **234**, 2386-2388.
- HAMON (J.), BURNETT (G. F.), ADAM (J.-P.), RICKENBACH (A.) et GRJEBINE (A.), 1967. — *Culex pipiens fatigans* Wiedmann, *Wuchereria bancrofti* Cobbold, et le développement économique de l'Afrique tropicale. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 217-237.
- HAMON (J.) et MOUCHET (J.), 1967. — La résistance aux insecticides chez *Culex pipiens fatigans* Wiedemann. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 277-286.
- LAVEN (H.), 1957. — Cytoplasmic inheritance in *Culex*. *Nature, London*, **177**, 141-142.
- LAVEN (H.), 1957. — Vererbung durch Kerngene und das Problem der ausserkaryotischen Vererbung bei *Culex pipiens*. II. Ausserkaryotischen Vererbung. *Z. Vererbungsl.*, **88**, 478-516.
- LAVEN (J.), 1967 a. — Eradication of *Culex pipiens fatigans* through cytoplasmic incompatibility. *Nature, London*, **216**, 383-384.
- LAVEN (H.), 1967 b. — Speciation and evolution in *Culex pipiens*. Genetics of insect vectors of disease, ed. by J. W. Wright and R. Pal, Elsevier, Amsterdam, London, New York, 251-273.
- LAVEN (H.), 1967 c. — A possible model for speciation by cytoplasmic isolation in the *Culex pipiens* complex. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 263-266.
- LAVEN (H.), 1969. — Incompatibility tests in the *Culex pipiens* complex. I. African strains. *Mosq. News*, **29**, 70-74.
- MATTINGLY (P. F.), 1967. — The systematics of the *Culex pipiens* complex. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 257-261.
- ROUBAUD (E.), 1956. — Phénomènes d'amixie dans les croisements de souches géographiques indifférenciées extérieurement, du moustique commun tropical *Culex fatigans* Wied. *C.R. Acad. Sciences, Paris*, **242**, 1557-1559.
- SUBRA (R.), ACCROMBESSI (R.) et OUEDRAOGO (V. K.), 1968. — Incompatibilités cytoplasmiques dans des souches ouest-africaines de *Culex pipiens fatigans* Wiedemann. *WHO/VBC/68.92*, 7 p., doc. multigr. non publié de l'O.M.S.

Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans*
Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine
de savane soudanienne ouest-africaine.
Dynamique des populations préimaginales *

par

R. SUBRA **

RÉSUMÉ.

L'auteur a pu observer que, dans certains puisards de la ville de Bobo-Dioulasso (Haute-Volta), les densités nymphales de *C. p. fatigans* passaient par une série de maximums et de minimums.

Des expériences de laboratoire ont montré que ces variations ne pouvaient pas être mises en relation avec le rythme de ponte des femelles et qu'elles existaient indépendamment de la quantité de nourriture fournie aux larves. Des larves de stade I ont été élevées en utilisant comme milieu, des filtrats provenant d'élevages antérieurs menés jusqu'au stade nymphal. Ces expériences semblent montrer que les formes âgées émettent, dans l'eau des gîtes, une ou plusieurs substances toxiques pour les jeunes larves. La toxicité de ces substances semble proportionnelle au pourcentage de nymphes présentes parmi ces formes âgées. Leur nature et leur mode d'action n'ont pu être précisés avec exactitude.

L'influence de la nourriture larvaire et celle de la température ont été également étudiées au laboratoire. La vitesse de développement larvaire et d'apparition des nymphes varie dans le même sens que ces deux facteurs. Aussi conditionnent-ils, au moins en partie, la plus ou moins grande abondance des substances toxiques émises par les formes pré-imaginales. Il faut noter cependant qu'une nourriture excédentaire pollue le milieu de façon irréversible.

A la lumière des observations sur le terrain et des expérimentations de laboratoire, un essai de classification des facteurs influençant la dynamique des populations préimaginales de *C. p. fatigans* a été tenté. L'influence des précipitations et le degré de pollution de l'eau des gîtes larvaires sont des facteurs limitants. En leur absence, les variations de densité de ces populations sont fonction de l'action plus ou moins intense des substances toxiques émises par les formes pré-imaginales âgées.

* Ce sujet fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat qui a été soutenue en juin 1971 à la Faculté des Sciences d'Orsay. Jury : MM. Possompès, Bergerard, R. Le Berre.
rard, R. Le Berre.

** Entomologiste médical, Mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E., B.P. 171, Bobo-Dioulasso, Hte-Volta.

ABSTRACT.

In Bobo-Dioulasso town (Upper Volta, West africa) cesspits constitute the main larval breeding places of Culex pipiens fatigans which, in some instances, coexists with Culex cinereus. The dynamics of field preimaginal populations of both species have been studied in five cesspits during 1967 and 1968 ; pupal densities vary usually widely with time and present successive minima and maxima which are apparently unrelated to the coexistence of the two mosquito species where and when it occurs.

Laboratory investigations were carried out for assessing the influence of the food amount on the preimaginal development of C. p. fatigans populations, using bowls with a constant level of water in which a constant number of young first instar larvae and a constant amount of food were added daily. In one set of experiments the amount of food was the same in all containers but they were supporting different initial larval densities. In a second set this larval density was the same in all the bowls but each container was receiving a different amount of food. Except when an excessive amount of food was present, preventing all larval development through heavy water pollution, the daily pupal production has been very uneven, as observed in nature. The most extreme variations in pupal production have been recorded when the food amount was apparently the most favourable for larval growth.

Further investigations involved the study of the biological characteristics of the breeding medium at different stages of larval development. Larvae of C. p. fatigans were bred in known conditions, the breeding medium was filtrated and then used for breeding batches of young first instar larvae. It was then observed that filtrates from bowls containing old fourth instar larvae or pupae were containing substances toxic for first instar larvae (according to some authors such toxic substances would arise from larval excreta and wastes). The investigations recorded here allow to conclude that toxic substances are released into the breeding medium during pupation. Filtrates of plain water in which old fourth instar larvae had pupated were toxic for young first instar larvae, where as the toxicity of breeding medium filtrates was correlated with the number of pupations having taken place into the bowls. The presence of such a toxicant released during pupation does not exclude the possibility that other toxic substances could be produced with larval excreta and wastes (as published by some authors).

Other experiments have shown that the speed of larval growth was increasing with the amount of food available and with the water temperature in the breeding bowls. Through their influence on the speed of production of fourth instar larvae and on the pupation rate these two factors are then partly determining the rhythm of production and the level of concentration of the unknown toxic substances. These rhythm and level, in turn, are responsible for the cyclical appearance of the larval and pupal production both in cesspits and in laboratory containers supporting uninterrupted breeding.

It appeared that the two major factors limiting the preimaginal production of C. p. fatigans in the cesspits of Bobo-Dioulasso were the rainfall amount and rhythm (mechanical effect) and the level of pollution of these breeding places. When these two factors permit larval growth the dynamics of the preimaginal populations are dependent on the production and action of the toxic substances released by old fourth instar larvae before pupation ; the production and action of these substances, in turn, vary with the amount of food available and with the temperature. Predators and pathogens played apparently no role in the dynamics of preimaginal populations.

INTRODUCTION

C. p. fatigans est l'espèce de moustique la plus fréquemment rencontrée dans la ville de Bobo-Dioulasso, Haute-Volta, où ses principaux gîtes préimaginaux sont constitués par les puisards recueillant les eaux usées et une partie des eaux de pluie.

À Bobo-Dioulasso, l'abondance des adultes de *C. p. fatigans* varie de façon importante au cours de l'année. Divers facteurs peuvent être responsables de ces variations de fréquence, soit en agissant directement sur les populations imaginales, soit indirectement en influençant les populations préimaginales.

Les facteurs intervenant directement sur les moustiques adultes seront étudiés par ailleurs, et nous présentons ici certaines des recherches faites sur les variations saisonnières des populations préimaginales de *C. p. fatigans* occupant les puisards.

Afin de suivre les éventuelles variations annuelles des densités nymphales et larvaires dans les puisards, nous avons entrepris une série d'observations dans une dizaine de ces gîtes. A cet effet, des prélèvements hebdomadaires étaient effectués dans chacun de ces puisards. Nous avons rapidement observé que les proportions des différents stades larvaires pouvaient varier de façon considérable au cours de brèves périodes et des observations plus rapprochées nous avaient montré que si dans certains cas les larves âgées et les nymphes étaient fort rares elles pouvaient, dans d'autres, représenter au contraire la grande masse de la population du puisard considéré. Ces importantes variations survenaient, le plus souvent, en l'espace de quelques jours. Il semblait y avoir là un phénomène fort important dont l'étude méritait d'être approfondie.

Dans un premier temps, cette étude a été menée sur le terrain afin d'avoir une confirmation du phénomène et d'apprécier sa fréquence. Dans un deuxième temps, elle s'est poursuivie au laboratoire afin que soient déterminés les facteurs responsables de ces variations.

1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

Les facteurs conditionnant les chances de multiplication ou de survie des espèces animales ont été diversement classés par les différents auteurs qui ont abordé leur étude (ANDREWARTHA, 1961, p. 14 et suiv.; ELTON, 1962, p. 33 et suiv.; DAJOZ, 1970, p. 21 et suiv.). Dans le cas particulier des populations préimaginales de moustiques, nous les avons classés, pour la commodité de l'exposé, en quatre catégories différentes.

1.1. Caractères physico-chimiques des gîtes.

La température est un facteur important dans la dynamique des populations préimaginales de moustiques. Pour BATES (1949, p. 114 et suivantes), il convient, lorsqu'on étudie ce facteur, de séparer les températures favorables des températures limitantes. Pour chaque espèce, il existe un seuil au-dessous duquel le développement ne peut s'effectuer. De plus, BAR-ZEEV (1958) a montré, chez *Aedes aegypti* Linné, 1762, que ce développement était inhibé non seulement par les basses températures, mais également par des températures élevées (38 °C). La vitesse de développement est conditionnée par la température des eaux d'élevage qui agit surtout sur la durée de la vie larvaire et à un degré moindre sur celle de la vie nymphale, comme l'ont montré chez *Culex pipiens* Linné, 1758, DE BOISSEZON (1930, p. 304 et 305) et GASCHEN (1932). Ce dernier auteur a observé que chez la race autogène de ce moustique, ces durées d'évolution étaient respectivement de 26 et 2 jours à des températures variant entre 22 et 25 °C, et de 48 et 9 jours à des températures oscillant entre 14 et 15 °C.

La composition chimique de l'eau des gîtes est un des éléments déterminants de la survie des larves de moustiques. Au Cameroun, DOBY et MOUCHET (1957) ont observé qu'elle conditionnait la répartition des larves des différentes espèces dans les divers types de gîtes de la région de Yaoundé. Pour FERNANDO (1964), les formes préimaginales de *C. p. fatigans*, à Rangoon, sont toujours associées à des milieux pollués.

1.2. Influence des précipitations.

De trop fortes précipitations peuvent provoquer des débordements des gîtes, entraînant avec eux les formes préimaginales de *C. p. fatigans*, comme cela a été signalé à Rangoon par DE MEILLON et SEBASTIAN (1967). D'une façon plus générale d'ailleurs, cet effet mécanique s'observe pour la plupart des espèces de moustiques se développant dans des milieux soumis à l'influence des précipitations.

1.3. Quantité de nourriture disponible.

Au niveau de l'individu, la nourriture influe sur la taille et sur la vitesse de développement. ROUBAUD et TREILLARD (1934) ont montré que des larves d'*Anopheles maculipennis* Meigen, 1818, convenablement nourries, se développent plus rapidement et atteignent une taille plus grande que des individus recevant une nourriture moins riche.

Entre animaux de la même espèce ou d'espèces différentes occupant un gîte donné, il peut s'établir une concurrence pour le partage de la nourriture. Dans le premier cas, une nourriture insuffisante aura pour effet de limiter le nombre des individus de cette population. ROUBAUD et TREILLARD (1934) ont montré que la proportion d'adultes obtenue à partir de larves d'*A. maculipennis* est d'autant plus élevée que ces larves ont reçu une nourriture plus riche. Dans ce cas, seuls pourront survivre les individus les plus compétitifs. Ce phénomène peut s'appliquer aux populations composées d'individus âgés, de grande taille, qui utilisent la plus grande partie de la nourriture disponible, ralentissant ainsi le développement ou même empêchant la survie des individus plus jeunes, moins compétitifs. Ce type de compétition peut s'établir entre individus d'espèce différente, entrant en concurrence pour l'attribution d'une nourriture identique. Cependant, dans le cas de certaines espèces prédatrices, une nourriture abondante n'entraîne pas forcément une augmentation correspondante du nombre des prédateurs comme l'a observé IKESHOJI (1966) à Rangoon où, en dépit d'énormes densités larvaires de *C. p. fatigans*, les populations de *Culex (Lutzia) fuscus* Wiedemann, 1820, demeurent à un niveau très bas.

La quantité de nourriture disponible dans les gîtes étant aussi fonction du nombre des individus qui l'utilisent, l'étude de l'influence de ce facteur relève également du chapitre consacré à l'action des autres animaux.

1.4. Action des autres animaux.

1.4.1. ANIMAUX D'ESPÈCES DIFFÉRENTES.

1.4.1.1. Observations sur le terrain.

L'implantation ou la multiplication de certaines espèces de moustiques, dans un habitat donné, n'est souvent rendue possible que par l'élimination d'espèces déjà existantes. En Afrique orientale, GILLIES et SMITH (1960) ont ainsi observé que la pullulation d'*Anopheles rivulorum* Leeson, 1935, coïncidait avec la disparition d'*Anopheles funestus* Giles, 1900, à la suite de traitements insecticides. DEBACH (1966) appelle déplacement compétitif (« competitive displacement ») un tel phénomène. De même au Nigeria, SERVICE (1966) a observé que *C. p. fatigans* qui était, il y a quelques dizaines d'années, une espèce très rare, était devenue maintenant très abondante, car il avait pu coloniser les gîtes autrefois occupés par *Culex nebulosus* Theobald, 1901, que les traitements insecticides avaient pratiquement éliminé. Un autre exemple à peu près analogue, mais

non encore expliqué par son auteur, est donné par STEFFAN (1970) qui a observé à Hawaii, le remplacement de *Toxorhynchites brevipalpis* Theobald, 1901, par *Toxorhynchites amboinensis* Doleschall, 1857. Un tel phénomène pourrait, selon GILOTRA *et al.* (1967), intervenir également à Calcutta où *Ae. aegypti* et *Aedes albopictus* Skuse, 1894, colonisent l'un le centre de la ville, l'autre la périphérie. La disparition de l'une de ces espèces, à la suite d'éventuels traitements insecticides, pourrait amener l'occupation de la totalité de la ville par l'autre espèce.

Ces différents auteurs n'ont pas précisé cependant si de telles espèces s'étaient implantées parce qu'elles avaient eu à leur disposition, soit une plus grande quantité de nourriture, soit un espace plus considérable. Aussi ces références ont-elles été placées dans le présent chapitre.

Lorsque dans un gîte larvaire coexistent plusieurs espèces de moustiques, les densités larvaires de chacune d'elles sont parfois limitées par un phénomène dont le mécanisme, dans ce cas également, n'a pu être expliqué (GRAHAM et BRADLEY, 1962).

1.4.1.2. Observations de laboratoire.

Lorsque deux espèces de moustiques *Ae. aegypti* et *C. pipiens* sont élevées ensemble à l'état larvaire, les larves d'*Ae. aegypti* peuvent avoir un effet inhibiteur sur le développement de celles de *C. pipiens* (PETERS *et al.*, 1969). Cet effet est d'autant plus marqué que le pourcentage d'*Ae. aegypti* dans la population est plus élevé. Malheureusement ce phénomène extrêmement intéressant n'a pu être expliqué par les auteurs. *Ae. aegypti*, moins sensible, sans doute, à la pollution du milieu, se montre également plus compétitif qu'*Aedes triseriatus* Say, 1823, lorsque ces deux espèces cohabitent à l'état larvaire (WILTON, 1968).

De récentes observations de laboratoire ont cependant apporté une contribution importante à l'étude de tels phénomènes. MOORE et FISHER (1969) ont observé un allongement de la période de développement larvaire et une mortalité plus grande lorsque *Ae. aegypti* et *Ae. albopictus* sont élevés ensemble. Ce phénomène serait dû à une substance particulière libérée dans le milieu par la première de ces espèces.

1.4.2. INDIVIDUS APPARTENANT A LA MÊME ESPÈCE.

ROUBAUD et TOUMANOFF (1930) avaient déjà observé, au laboratoire, que l'accumulation de déchets toxiques rejetés par les larves de *C. pipiens* au cours de leur développement, pouvait ralentir la croissance de ces larves ou même entraîner une forte mortalité chez les larves âgées. Cette action toxique des déchets est particulièrement sensible lorsque les jeunes larves sont introduites dans des eaux déjà utilisées pour des élevages de larves plus âgées, comme l'ont montré au laboratoire ROUBAUD et GASCHEN (1932), avec *A. maculipennis*.

Chez *Ae. aegypti*, de hautes densités de populations préimaginales peuvent se traduire par une mortalité élevée, un allongement de la durée du développement, la production d'adultes de petite taille et un excès de mâles (WADA, 1965 *in* PICHON et GAYRAL, 1970). Des processus neuro-physiologiques complexes seraient responsables de telles anomalies.

Dans des eaux ayant servi à l'élevage de larves âgées de *Culex pipiens quinquefasciatus* Say, 1823 (= *fatigans* Wied.), IKESHOJI et MULLA (1970) ont mis en évidence des facteurs toxiques pour les larves de stade I de cette espèce. Ces facteurs sont solubles dans l'éther.

Sur le terrain, PICHON et GAYRAL (1970), ont observé, dans des gîtes à *Ae. aegypti*, certaines variations de densités de population, dues selon eux aux processus neuro-physiologiques complexes mentionnés par WADA (*loc.cit.*).

1.5. Conclusions.

De nombreux facteurs conditionnent donc la survie et le développement des formes préimaginales des différentes espèces de moustiques. Cependant, la plupart des observations concernant l'influence de ces facteurs ont été faites au laboratoire. Elles ont porté sur des individus placés en élevage à un jour donné et dont on suivait le devenir jusqu'à ce qu'ils atteignent le stade nymphal ou le stade adulte. Or dans la nature, il y a un apport permanent de nouveaux individus, provenant de l'éclosion des jeunes larves. C'est le devenir de telles populations composées d'individus de tous âges que nous avons tenté de suivre dans le présent travail, tant sur le terrain qu'au laboratoire.

2. OBSERVATIONS PERSONNELLES

2.1. Observations sur le terrain.

2.1.1. MÉTHODE DE TRAVAIL.

2.1.1.1. *Choix des gîtes observés.*

Il existe à Bobo-Dioulasso 3 types de gîtes où peuvent se développer les larves de *C. p. fatigans* : les puisards, les fossés et caniveaux, les récipients divers. Seuls les puisards ont été retenus pour la présente étude, d'autant qu'ils constituent les gîtes les plus nombreux et les plus productifs, et que l'échantillonnage de leur population préimaginale est particulièrement aisé. Une autre espèce de moustique, *Culex cinereus* Theobald, 1901, peut également cohabiter dans les puisards, à l'état larvaire, avec *C. p. fatigans*. D'une façon générale, cette espèce s'accommode d'eaux plus polluées que *C. p. fatigans*. Cinq puisards ont été suivis de façon continue au cours de cette étude. Pour la commodité de l'exposé, ils ont été numérotés de 1 à 5.

Le puisard n° 1 a été essentiellement prospecté en 1967, du 14 septembre au 8 janvier 1968. Cette période couvrait la fin de la saison des pluies, le début de la saison sèche et une partie de la saison sèche froide. Ce puisard était un trou aux contours mal définis, creusé au flanc d'un talus assez abrupt. Son orifice était limité, sur une partie de son pourtour, par des briques grossièrement placées côte à côte, et scellées avec de la boue. Le trop-plein de ses eaux s'évacuait par filtration à travers les interstices situés entre ces briques. Il recueillait des eaux de toilette et de faibles quantités d'eau de pluies.

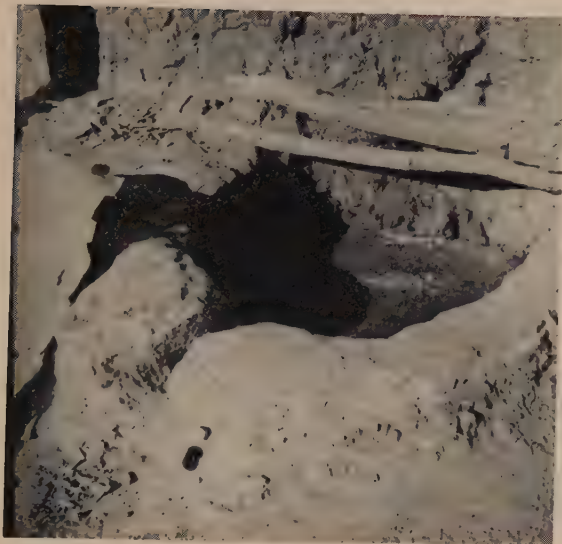
Les quatre autres puisards (Planche I), ont été prospectés du 21 août 1968 au 19 décembre 1968. Cette étude a donc débuté au plus fort de la saison des pluies, et s'est poursuivie jusqu'à la saison froide.

Le puisard n° 2 a été creusé dans un sol imperméable et son orifice était entouré d'une ceinture de pierres, à la base de laquelle aucune infiltration n'était possible, contrairement à ce qui a été décrit dans le puisard n° 1. Un mince chenal taillé dans cette ceinture permettait l'écoulement du trop-plein des eaux. Ce puisard recueillait non seulement des eaux de toilette, mais également de grandes quantités d'eaux de pluies provenant des toits avoisinants. Le niveau d'eau du puisard affleurait à la surface du sol et durant la saison des pluies, le trop-plein s'écoulait presque quotidiennement à l'extérieur, entraînant de nombreuses pontes et de jeunes larves.

Le puisard n° 3, creusé dans un sol relativement perméable, recueillait des eaux de toilette et de petites quantités d'eaux de pluies. Son orifice était entouré d'un mince collier de ciment qui dépassait la surface du sol d'une dizaine de centimètres. Le trop-plein des eaux s'évacuait par des infiltrations à la base de ce collier de ciment. Aussi son volume d'eau demeurait-il pratiquement constant et même en saison des pluies, sa surface n'était

PLANCHE I

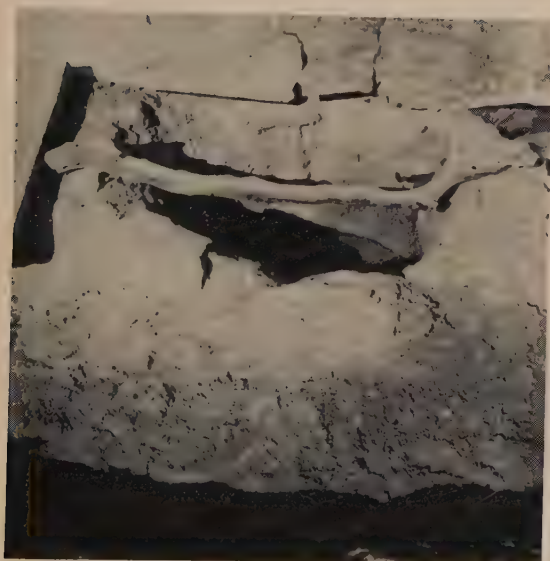
Puisard n° 2



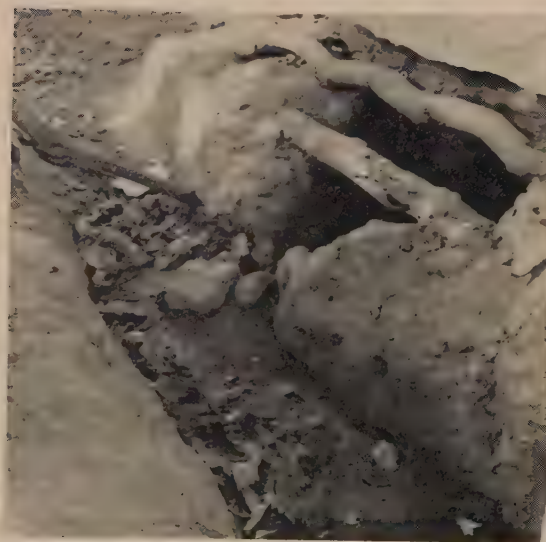
Puisard n° 3



Puisard n° 4



Puisard n° 5



l'objet d'aucune perturbation sérieuse, capable d'entraîner au dehors des pontes ou des jeunes larves.

Le puisard n° 4 était normalement alimenté par les eaux de toilette et par de faibles quantités d'eaux de ruissellement. Les eaux de toilette étaient amenées dans le puisard par un chenal, qui était détérioré lorsqu'ont débuté nos observations. Ces eaux se déversaient alors à l'extérieur du puisard qui n'était plus alimenté que par de faibles quantités d'eaux de ruissellement. Son niveau était à peu près constant.

Le puisard n° 5 était du même type que le puisard n° 2. En saison des pluies, il recueillait, outre les eaux de toilette, d'importantes quantités d'eaux de pluie, et débordait fréquemment.

2.1.1.2. *Echantillonnage des gîtes larvaires.*

Il eut été idéal, dans ce travail, de connaître, lors de chaque observation, la totalité des formes préimaginales occupant les puisards prospectés. Malheureusement, une telle numération directe n'est possible que dans le cas de gîtes très particuliers comme ceux d'*A. gambiae* au Tanganyika, durant la saison sèche (CHRISTIE, 1954). Aussi est-il procédé habituellement à des mesures de densités relatives. BRADLEY *et al.* (*in* BOYD, 1949, p. 349) décrivent divers appareillages et différentes méthodes utilisés pour échantillonner les populations préimaginales de moustiques. En fait, la plupart des auteurs effectuent des prélèvements normalisés à l'aide de filets calibrés. Dans le sud de la France, RIOUX *et al.* (1965) mesurent par cette méthode les variations des densités préimaginales de *C. p. pipiens* tout au long d'un cours d'eau. En R.A.U., SOLIMAN *et al.* (1967) mesurent, de même, les variations annuelles des populations larvaires d'*Anopheles pharoensis* Theobald, 1901. De très nombreux auteurs américains mesurent les densités préimaginales en prélevant une certaine quantité d'eau, à l'aide d'une louche, soit pour évaluer l'efficacité de produits larvicides [CHAPMAN et LEWALLEN (1963) ; MULLA *et al.* (1964) ; LEWIS *et al.* (1965) ; LUDWIG et McNEIL (1966) ; STEVENS et STROUD (1967)], soit pour échantillonner des populations larvaires dans un gîte donné (BREELAND et PICKARD, 1963 et 1967), soit pour comparer les peuplements culicidiens de différents types de gîtes (REES et ANDERSEN, 1966). Pour BAGSTER-WILSON et MSANGI (1955), une telle méthode doit cependant être utilisée avec prudence lorsqu'elle s'applique à des gîtes de très faibles densités larvaires.

Dans le cas particulier des gîtes larvaires de surface réduite, qui sont les gîtes à *C. p. fatigans* les plus fréquents à Bobo-Dioulasso, BASU (1967) préconise un minimum de 5 prélèvements à l'aide d'une épaisseuse normalisée. Pour notre part, nous avons effectué dans les puisards prospectés des prélèvements à la louche. En 1967 (puisard n° 1), 8 prélèvements étaient effectués sur le pourtour du gîte, où les formes préimaginales étaient réparties de façon homogène. En 1968, aux 8 prélèvements périphériques nous avons ajouté un prélèvement au centre du puisard.

Divers échantillonnages de contrôle, effectués à quelques heures d'intervalle, n'ont pas montré entre eux de différences significatives.

Ces prélèvements n'intéressaient que les nymphes. Les larves étaient remises dans les puisards et les nymphes étaient transportées au laboratoire jusqu'à leur éclosion. Des formes préimaginales de *C. cinereus* pouvant, dans certains cas, cohabiter avec celles de *C. p. fatigans*, il était plus facile de distinguer ces deux espèces à l'éclosion des adultes. D'autre part, il était possible de calculer la sex-ratio de ces populations et cette donnée devait par la suite fournir des informations précieuses. Nos prélèvements étaient effectués un jour sur deux. En effet, durant la saison des pluies et le début de la saison sèche, la durée de la vie nymphale chez *C. p. fatigans* est de l'ordre de 40 heures, ce qui nous permettrait ainsi, au cours de chaque échantillonnage, de prélever une nouvelle tranche de la population étudiée. Cette durée est plus importante chez *C. cinereus* (supérieure à 48 h), et l'échantillonnage de cette espèce n'était donc pas entièrement comparable à celui de *C. p. fatigans*. Il était cependant difficile d'échantillonner séparément les deux espèces, et

il faudra donc admettre que les densités nymphales de *C. cinereus* ont été certainement surestimées dans nos évaluations.

2.1.2. RÉSULTATS.

2.1.2.1. Puisard n° 1 (fig. 1).

Nos observations ont débuté en fin de saison des pluies. La température moyenne de l'eau du gîte, relevée au moment de nos prélèvements (entre 7 et 8 heures), était de l'ordre de 25 °C. Ses variations journalières n'excédaient pas 1 °C.

Les deux espèces, *C. p. fatigans* et *C. cinereus*, cohabitaient alors dans le puisard. Les densités nymphales de *C. p. fatigans* passent par une série de maximums et minimums très marqués. La sex-ratio, calculée lors de chaque prélèvement, montre un excédent de

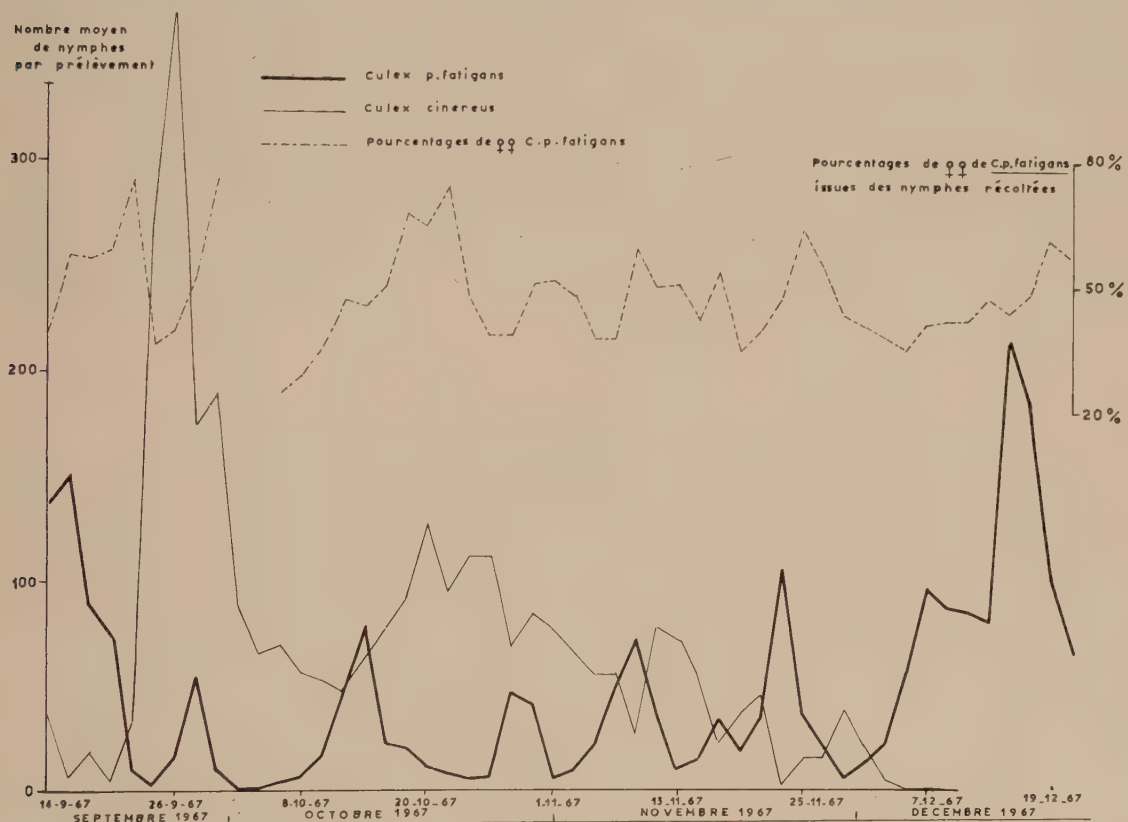


FIGURE 1. — Etude de la dynamique des populations nymphales de *Culex p. fatigans* et de *Culex cinereus* dans un puisard de la ville de Bobo-Dioulasso (puisard n° 1) au cours de l'année 1967.

mâles lorsque les courbes représentant ces variations sont dans leur partie ascendante, et un excédent de femelles lorsqu'elles sont dans leur partie descendante. Notre méthode d'échantillonnage est donc valable, car lorsqu'une population culicidienne en est à ses débuts, les nymphes les premières écloses donnent essentiellement des mâles, les dernières écloses donnant surtout des femelles (HOWARD, 1900 in GOELDI, p. 79; GOELDI, 1905, p. 79; QUTUBUDDIN, 1952; RACHOU, 1954).

La courbe représentant les variations des densités de populations nymphales de *C. cinereus* passe également par une série de maximums et minimums, dont certains sont d'ailleurs moins bien marqués que dans le cas de *C. p. fatigans*. Cela pourrait être dû

au fait que la durée de la vie nymphale chez *C. cinereus* étant supérieure à 48 heures, comme nous l'avons déjà signalé, une même tranche de population était échantillonnée deux fois lors de deux prélèvements successifs.

Notre représentation graphique s'achève à la date du 21 décembre 1967, mais nos observations se sont poursuivies jusqu'au 10 janvier 1968. A partir du 23 décembre 1967, les densités nymphales de *C. p. fatigans* vont à nouveau passer par un maximum, puis décroître jusqu'à zéro à la date du 10 janvier. Dans les semaines suivantes, il ne sera plus récolté de nymphes dans ce puisard. Cette disparition coïncide d'ailleurs avec une très nette augmentation de la pollution des eaux de ce gîte. Du 7 décembre 1967 au 13 décembre 1967, les densités nymphales ont une valeur sensiblement constante. Elles augmentent ensuite et l'aspect de la courbe ne diffère guère de celui des précédentes courbes. La courbe de la sex-ratio nous permet de conclure que nous avons une tranche de population unique du 29 novembre 1967 au 21 décembre 1967. Son évolution, ainsi que celle de la tranche suivante, s'effectue de façon très lente, contrairement à ce que nous avons observé jusque là. La moyenne des températures de l'eau du puisard relevées le matin était jusqu'à la fin novembre de l'ordre de 24-25 °C. Elle s'abaissait ensuite à 19-20 °C. Les variations journalières pouvaient atteindre 3 à 4 °C. Cela amène un ralentissement du développement préimaginal, et cet allongement de la vie nymphale se traduit d'ailleurs par des chiffres de capture plus élevés.

Nous avons calculé la sex-ratio de ces diverses tranches de population, et l'écart réduit (e-r) établi pour chacune d'elles n'est pas significatif jusqu'à la date du 25 novembre 1967, exception faite de la période du 24 octobre 1967 au 3 novembre 1967, pour laquelle d'ailleurs cette signification est peu importante (tableau I). Pour les deux tranches qui occupent successivement le puisard à compter du 27 novembre 1967, cet écart est par contre très significatif, le pourcentage de mâles issus du puisard étant supérieur au pourcentage des femelles.

TABLEAU I
Etude de la sex-ratio des populations de *C. p. fatigans* issues du puisard n° 1

Périodes du	Mâles	Femelles	Total	e.r.
24-9 au 2-10-67	324 <i>46,4</i>	375 <i>53,6</i>	699	1,907 N.S.
4-10 au 22-10-67	903 <i>50,79</i>	875 <i>49,21</i>	1778	0,640 N.S.
24-10 au 3-11-67	514 <i>54,8</i>	424 <i>45,2</i>	938	2,938 S
5-11 au 9-11-67	588 <i>51,09</i>	563 <i>48,91</i>	1151	0,764 N.S.
11-11 au 17-11-67	383 <i>49,5</i>	391 <i>50,5</i>	774	0,278 N.S.
19-11 au 25-11-67	816 <i>51,94</i>	755 <i>48,06</i>	1571	1,507 N.S.
27-11 au 23-12-67	4607 <i>53,27</i>	4041 <i>46,73</i>	8648	19,235 S
25-12 au 8-1-68	2794 <i>57,80</i>	2040 <i>42,20</i>	4834	34,300 S

e.r. = écart réduit.

N.S. = non significatif.

S. = significatif.

Les chiffres en italiques indiquent les divers pourcentages des mâles et des femelles.

De tels déséquilibres de la sex-ratio peuvent intéresser, soit les mâles, soit les femelles. ANDERSON et HORSFALL (1965) ont montré qu'une augmentation de la température des eaux d'élevage d'*Aedes stimulans* Walker, 1848, pouvait modifier la morphologie des mâles issus de ces élevages, et donner des individus dont l'aspect évoque celui des femelles. Ces deux auteurs ont également observé le même phénomène chez *Aedes sierrensis* Ludlow, 1905. En Haute-Volta, LE BERRE (1966) a également observé, chez les *Simulies*, un tel déséquilibre, intervenant lorsque les conditions de milieu deviennent défavorables (nourriture insuffisante) et se traduisant par une plus forte proportion de formes préimaginales mâles.

Dans le cas particulier de notre puisard, il nous paraît intéressant de noter que ce phénomène coïncide avec la disparition de *C. cinereus* et le début de la saison froide. La baisse de température qui s'ensuit ralentit le développement des formes préimaginales, et provoque donc une augmentation de leurs densités. Le milieu, rendu alors moins favorable, ne favoriserait pas de façon égale le développement préimaginal des deux sexes. Les larves mâles, moins exigeantes, se développeraient alors plus facilement que les formes femelles. Nous rejoignons ainsi l'opinion émise par LE BERRE, d'autant plus que dans la nature, à Bobo-Dioulasso, nous n'avons observé que très peu de gynandromorphes qui pourraient se comparer à ceux d'HORSFALL et ANDERSON, en supposant que le phénomène que nous avons observé soit inverse de celui décrit par ces deux auteurs, ce qui ne semble pas être le cas.

L'importance de ce déséquilibre de la sex-ratio ne sera pas discutée dans le présent travail, puisque ses conséquences sont surtout sensibles sur la dynamique des populations imaginales.

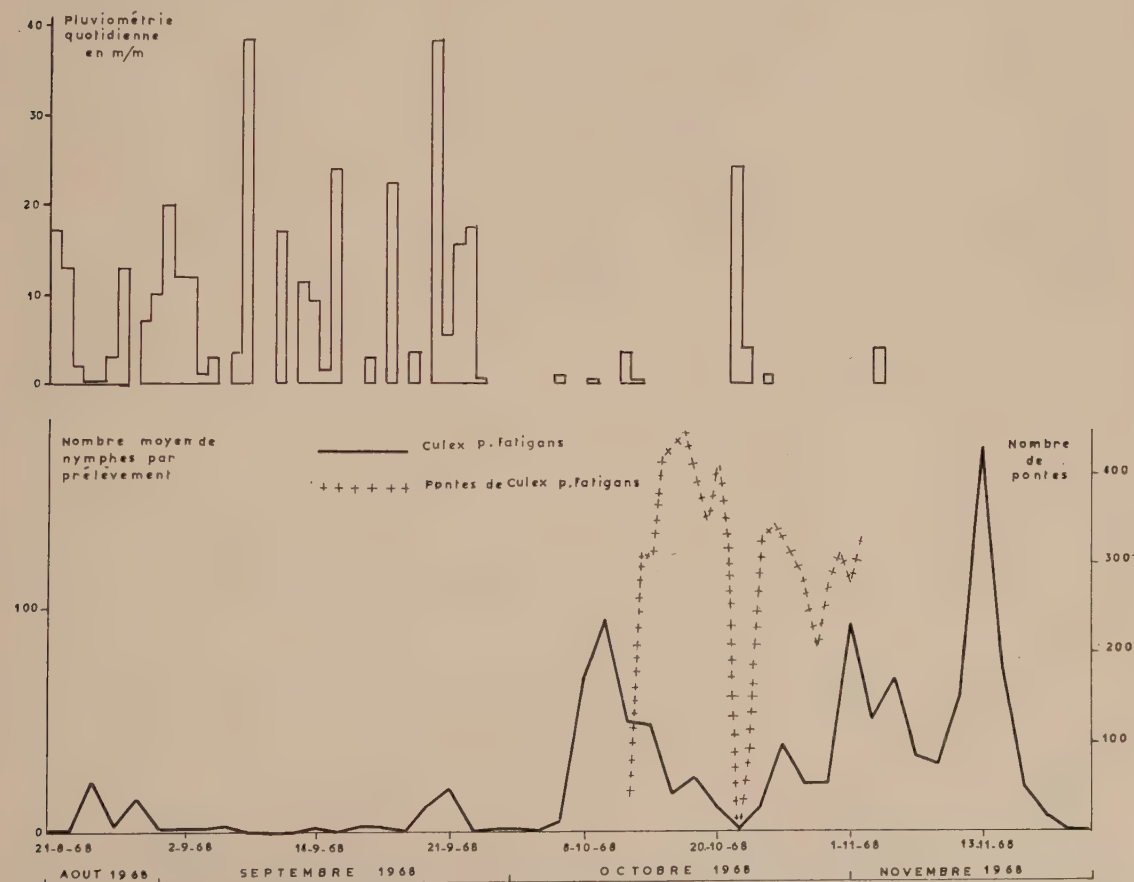


FIGURE 2. — Étude de la dynamique des populations nymphales de *Culex p. fatigans* dans un puisard de la ville de Bobo-Dioulasso (puisard n° 2) au cours de l'année 1968.

2.1.2.2. Puisard n° 2 (fig. 2).

Nos observations ont débuté au plus fort de la saison des pluies. Comme nous l'avons indiqué en décrivant ce puisard, sa surface était très fréquemment balayée par les eaux de pluie qui entraînaient pontes et jeunes larves. Aussi les densités nymphales se maintiennent-elles à un niveau bas jusqu'à la fin de la saison des pluies. Elles passent ensuite par une série de maximums et minimums comme dans le cas précédent. *C. cinereus* n'était pas présent dans ce puisard.

2.1.2.3. Puisard n° 3 (fig. 3).

Les eaux de ce puisard étaient beaucoup plus polluées que celles des autres gîtes; cela pourrait expliquer en partie que *C. cinereus* soit l'espèce d'abord dominante et

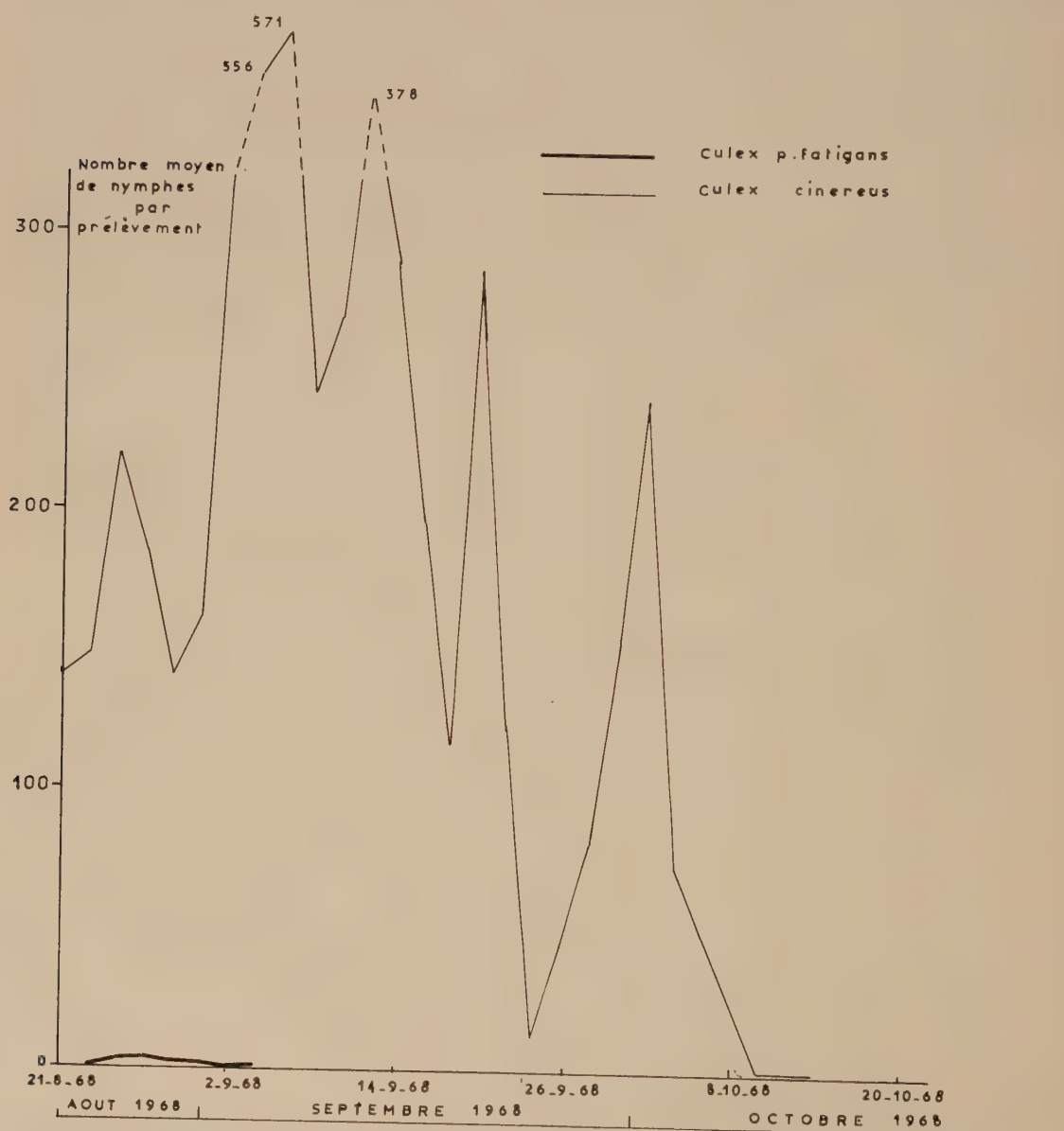


FIGURE 3. — Etude de la dynamique des populations nymphales de *Culex p. fatigans* et de *Culex cinereus* dans un puisard de la ville de Bobo-Dioulasso (puisard n° 3) au cours de l'année 1968.

ensuite unique, pendant toute la durée de nos observations. Les densités nymphales passent ici aussi par une série de maximums et minimums très marqués et l'espèce disparaît du puisard en fin de saison des pluies, bien que nous ayons pu observer de nombreuses pontes de *C. cinereus* plusieurs semaines après la disparition des dernières nymphes.

2.1.2.4. Puisard n° 4 (fig. 4).

Durant la saison des pluies le puisard n° 4 n'était alimenté que par des eaux de ruissellement, donc très pauvres en matières nutritives. Les densités nymphales demeuraient à un niveau bas et les adultes, mâles et femelles, étaient de petite taille. Quelques jours après la fin des pluies, nous avons observé une très brusque augmentation du degré de pollution de l'eau du puisard en même temps que les densités nymphales augmentaient très rapidement pour passer ensuite par une série de maximums et minimums comme précédemment. Cette augmentation des densités nymphales s'accompagnait également d'une augmentation de la taille des adultes issus de ces nymphes.

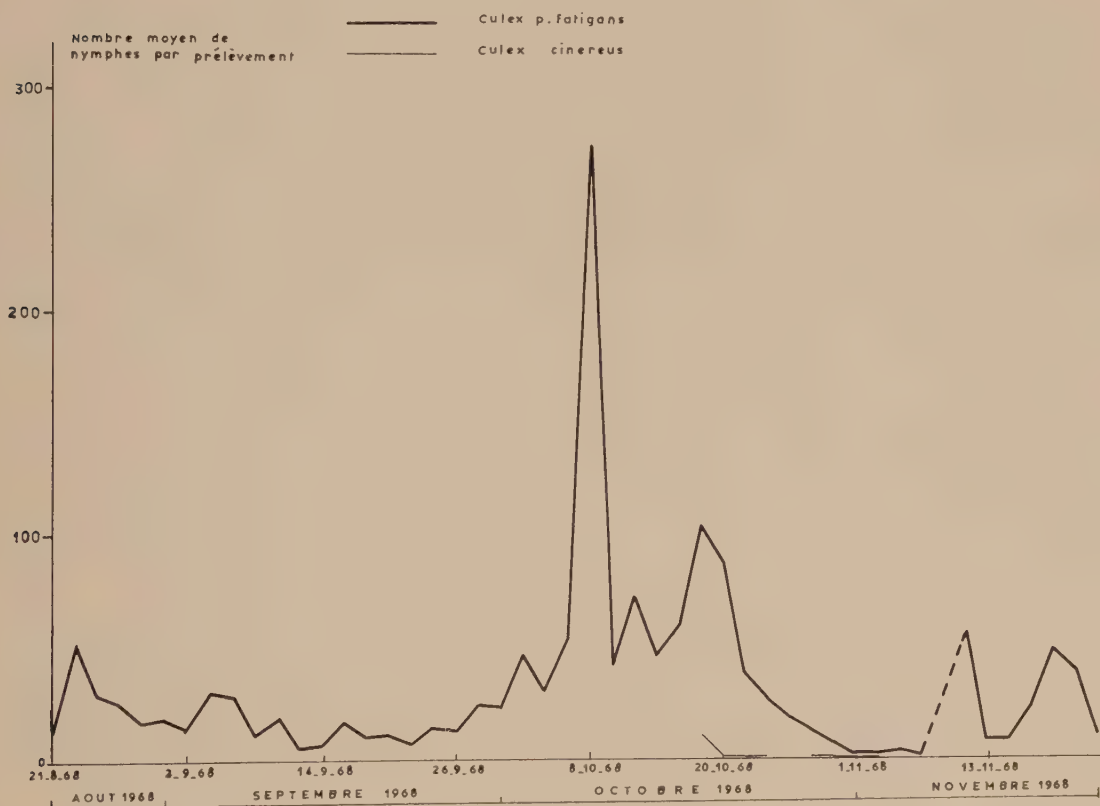


FIGURE 4. — Etude de la dynamique des populations nymphales de *Culex p. fatigans* et de *Culex cinereus* dans un puisard de la ville de Bobo-Dioulasso (puisard n° 4) au cours de l'année 1968.

Nous avons effectué des mesures d'ailes sur des individus issus du puisard à ces deux périodes. Pour la saison des pluies, nous avons choisi des femelles des 27 et 29 août, pour le début de la saison sèche, des femelles du 8 octobre. La méthode, utilisée pour apprécier ces différences de tailles, sera exposée en détail dans le chapitre consacré aux observations de laboratoire. Les diagrammes de fréquence établis pour les 2 périodes

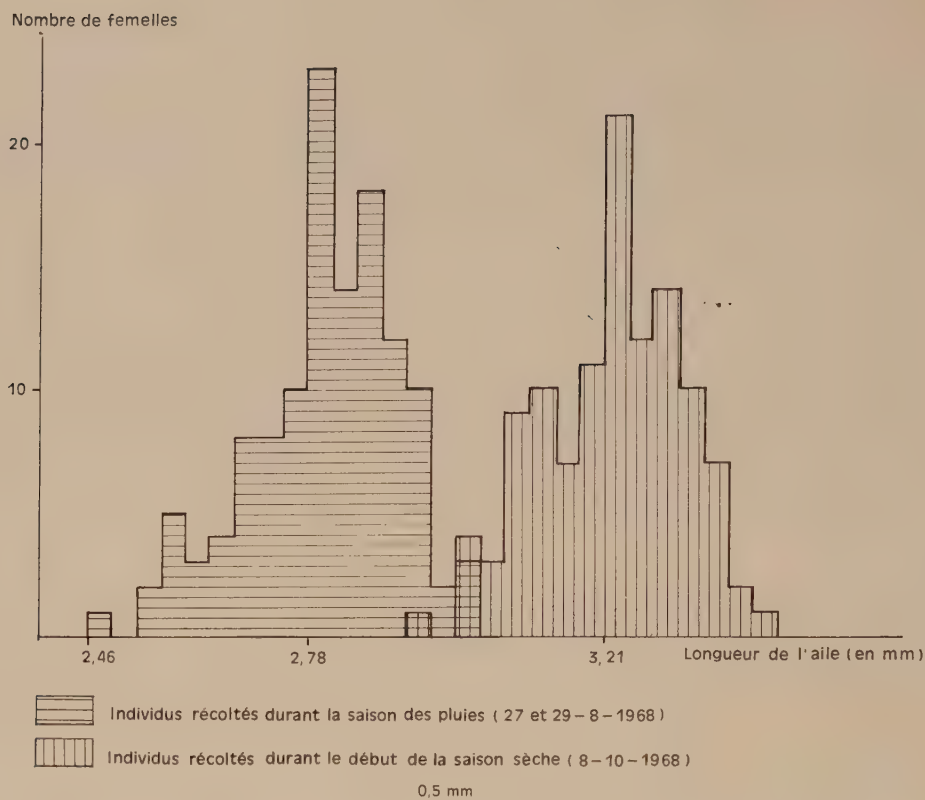


FIGURE 5. — Etude biométrique des imagos femelles de *Culex p. fatigans* issues du puisard n° 4, à différentes saisons de l'année. Mesures de l'aile effectuées à partir des dessins exécutés à la chambre claire.

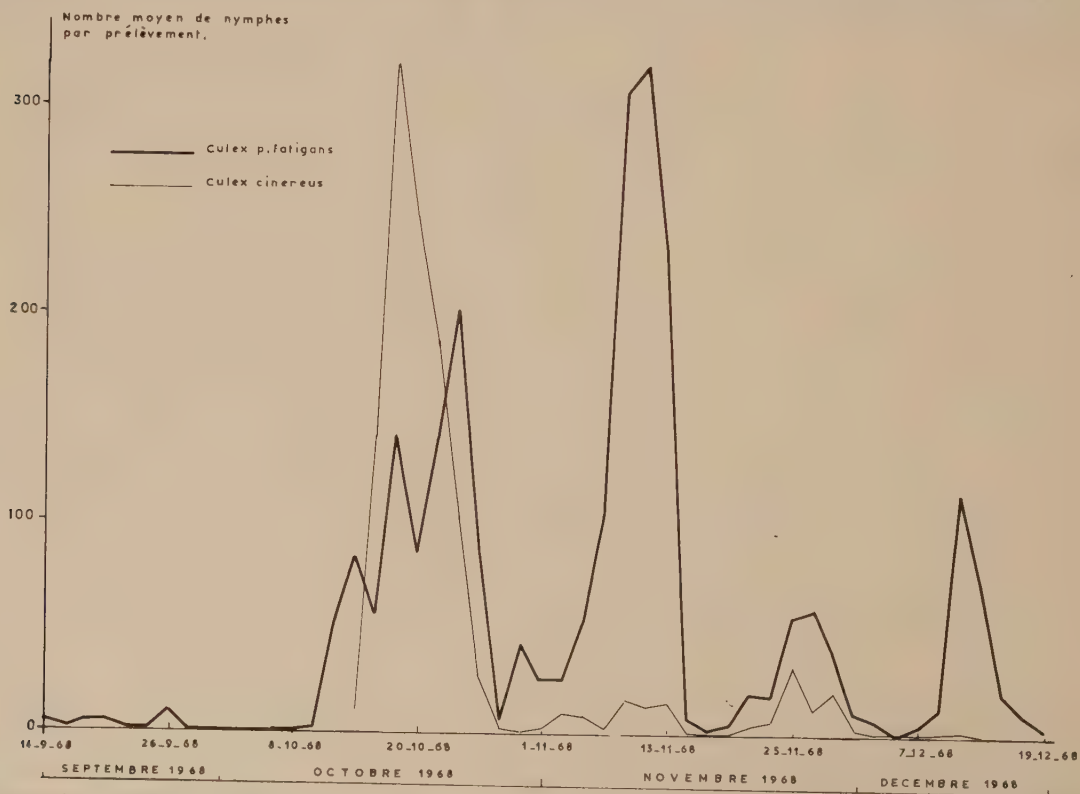


FIGURE 6. — Etude de la dynamique des populations nympheales de *Culex p. fatigans* et de *Culex cinereus* dans un puisard de la ville de Bobo-Dioulasso (puisard n° 5) au cours de l'année 1968.

(figure 5) sont nettement différents, puisque l'écart réduit est égal à 30,2 (cet écart est significatif pour une valeur supérieure à 1,96). Outre le fait qu'elle conditionne, en partie, la dynamique des populations préimaginales, la nourriture larvaire influe donc, également, sur la taille des adultes, et nous verrons dans un autre chapitre l'importance de ce facteur sur la dynamique des populations adultes.

2.1.2.5. Puisard n° 5 (fig. 6).

Les observations dans ce puisard ont débuté le 21 août 1968. Comme dans le cas du puisard n° 2, les densités nymphales sont demeurées à un niveau très bas pendant toute la durée de la saison des pluies. Le début de ces observations n'a donc pas été reporté sur notre graphique. Quelques jours après les dernières pluies, d'énormes densités nymphales de *C. p. fatigans* et *C. cinereus* ont pu être observées dans le puisard. Elles ne présentaient qu'un seul pic important pour *C. cinereus* et plusieurs pics d'importance inégale pour *C. p. fatigans*.

2.1.3. DISCUSSION.

Plusieurs points intéressants peuvent être dégagés de ces observations. Dans certains cas, les pluies ont un rôle mécanique extrêmement important et elles peuvent même annuler la production de certains puisards. En l'absence de ce facteur, les densités nymphales de *C. p. fatigans* passent par une série de maximums et de minimums plus ou moins réguliers. Il s'agit là d'un phénomène général, dans tous les puisards que nous avons étudiés. Il en est de même des densités de *C. cinereus*.

Il serait tentant d'expliquer ces observations par un phénomène de concurrence entre ces 2 espèces. Dans ces conditions, on devrait observer un décalage entre les pics des courbes traduisant les variations des densités nymphales des deux espèces. Ce décalage ne serait d'ailleurs pas constant, puisque les durées de vie nymphale des deux espèces ne sont pas équivalentes.

Dans le puisard n° 1, ce décalage existe dans certains cas, mais un tel phénomène ne se produit pas dans le puisard n° 5. Aussi sans l'exclure totalement, nous ne retiendrons pas l'hypothèse d'une concurrence interspécifique comme une des causes essentielles de ces variations de densité, d'autant que le phénomène se produit aussi lorsqu'une seule espèce occupe un puisard (*C. cinereus* dans le cas du puisard n° 3, *C. p. fatigans* dans le cas des puisards n° 2 et 4) ou lorsqu'une des deux espèces vient de disparaître (puisard n° 1).

Trois autres causes peuvent alors expliquer ces variations :

- une périodicité dans le rythme de ponte des femelles gravides,
- une nourriture insuffisante qui, monopolisée par les larves âgées, plus compétitives, empêcherait le développement des jeunes larves,
- l'effet toxique de substances émises par les larves âgées ou les nymphes, qui entraînerait la mort des jeunes larves.

Le premier de ces points a été vérifié sur le terrain, les deux autres au laboratoire.

Le rythme de ponte quotidien a été étudié dans le puisard n° 2 (figure 2). Tous les jours, les pontes étaient prélevées dans ce puisard, comptées et placées dans un bac. Le lendemain, à l'éclosion, les larves de stade I étaient introduites dans le puisard. Les nacelles d'œufs se désagrégeant lentement même après l'éclosion des larves, il est parfois difficile de séparer les nacelles du jour, nouvellement pondues, de celles des jours précédents. En prélevant les pontes quotidiennement, et en introduisant seulement des larves de stade I, nous éliminions ce risque d'erreur. Nos observations ont débuté le 14 novembre 1968. Le nombre de pontes recueillies à cette date est relativement faible par suite d'une légère précipitation qui avait eu lieu la veille. Le 22 et le 23 octobre, le

nombre de pontes recueillies a été également faible pour la même raison que précédemment. Les autres jours, le nombre de pontes a été variable. Si au vu de la courbe on peut admettre qu'il y a une certaine périodicité dans le rythme de ponte, son amplitude n'est pas suffisamment importante pour expliquer les variations des densités nymphales. La cause de ces variations devait donc être trouvée par des expériences de laboratoire susceptibles de mettre en évidence l'action d'autres facteurs.

Dans le cas de *C. p. fatigans*, à Bobo-Dioulasso, les valeurs extrêmes de la température des gîtes larvaires ne sont pas telles qu'on puisse considérer ce facteur comme limitant majeur des populations préimaginales. Cependant, son influence n'est pas négligeable pour autant, et nous a paru devoir faire l'objet d'une expérimentation.

2.2. Observations effectuées au laboratoire.

2.2.1. MÉTHODE DE TRAVAIL.

2.2.1.1. Etude de l'influence de la nourriture.

Dans une première expérimentation, nous avons étudié cette influence en partant de densités larvaires constantes, les quantités de nourriture variant de façon géométrique. Dans une première série de bacs contenant tous le même volume d'eau, nous avons ajouté tous les jours une ponte de *C. p. fatigans*, en même temps qu'une certaine quantité de nourriture (0,15-0,45 et 1,35 gramme de biscuit de chien par jour). Nous avons opéré de même avec une deuxième série de bacs où nous ajoutions 2 pontes tous les jours (les quantités de nourriture disponible étaient de 0,1-0,3 et 0,9 grammes de biscuit de chien par jour).

Chacune de ces pontes n'a pas fait l'objet d'une numération particulière. Une telle opération aurait nécessité leur mise hors de l'eau et une exposition assez prolongée à la lumière d'une loupe binoculaire, ce qui pouvait évidemment léser les jeunes larves. Aussi nous a-t-il semblé préférable d'introduire, dans les eaux d'élevage, des pontes non comptées, mais dont la taille était tous les jours à peu près semblable et qui étaient, dans tous les cas, comparées avant leur introduction avec les pontes du jour précédent. Le nombre moyen de larves issues de chacune de ces pontes était de l'ordre de 145.

Dans une deuxième expérimentation, nous avons renouvelé ces observations, mais en les menant de front avec une nouvelle série d'observations où nous partions d'une quantité de nourriture constante, les densités larvaires variant de façon géométrique. Lors de cette deuxième expérimentation, nos observations portaient sur 3 bacs (a, b, c) et non plus sur un seul, pour chaque valeur « densité-nourriture ». Dans la série « densités larvaires constantes/nourriture variable », nous avons choisi comme valeur de la densité larvaire moyenne, celle obtenue par l'introduction quotidienne d'une ponte, comme valeurs de la nourriture = 0,05 g - 0,15 g et 0,45 g/jour. Dans la série « nourriture constante/densités larvaires variables », la quantité de nourriture introduite quotidiennement dans les bacs était de 0,45 g/jour de biscuit de chien, le nombre de pontes étant de 1,4 et 16.

Les caractéristiques de certains insectes adultes sont déterminées, pour une bonne part, par les conditions dans lesquelles ils ont été élevés à l'état larvaire. Dans le cas des moustiques, NAYAR (1968) a montré que chez *Culex nigripalpus* Theobald, 1901, certaines de ces caractéristiques dépendaient d'une part de la température des élevages préimaginaux, d'autre part de la quantité de nourriture fournie aux larves. Le premier de ces facteurs influe essentiellement sur la longueur et la largeur de l'aile, et sur la longueur du tibia, le deuxième sur la longueur du thorax, le poids sec et la quantité de réserves énergétiques.

C'est cependant la longueur de l'aile que nous avons retenue comme critère nous permettant de comparer les effets sur les adultes, d'une nourriture larvaire plus ou

moins abondante. Il s'agit, en effet, d'un caractère facilement mesurable et néanmoins valable, comme le montrent nos résultats. Nous avons choisi la série 2 pontes par jour avec des nourritures respectives de 0,1 - 0,3 et 0,9 gramme par jour de biscuit de chien. Nos mesures étaient prises entre le point de séparation alula-aile proprement dite et l'extrémité de cette aile. Après avoir vérifié que pour un individu donné, il n'existait pas de différence significative entre l'une et l'autre aile, nous avons procédé à la mesure d'un seul de ces organes, pour toutes les femelles étudiées. Afin de pouvoir examiner notre matériel à plusieurs reprises si besoin était, nous n'avons pas effectué de mesure directe, mais chaque aile a été dessinée à la chambre claire (loupe Wild M5) et mesurée ensuite. La précision obtenue était de 0,5 millimètre, et nos chiffres ont été arrondis au millimètre le plus proche. La longueur de l'aile a été calculée à partir de ces données.

2.2.1.2. *Etude de l'influence d'éventuelles substances toxiques émises par les larves âgées ou les nymphes.*

Dans des bacs d'élevage, nous avons placé au début de notre expérience un certain nombre de pontes (30 pontes par bac). Les larves issues de ces pontes ont été nourries quotidiennement. Lorsqu'elles ont atteint le stade 3, un bac a été sacrifié tous les 2 jours et son eau filtrée. Cette eau était divisée en un certain nombre de lots dans chacun desquels étaient mises en élevage 100 larves de stade I. Un élevage témoin identique aux précédents était mené de façon analogue avec de l'eau de robinet, filtrée de la même façon. Nous avons eu ainsi quatre séries de bacs d'élevage. L'eau de la première série renfermait, au moment de la filtration, des larves de stade III, l'eau de la deuxième série des larves de stade IV et quelques rares nymphes, l'eau de la troisième série des nymphes et quelques rares larves de stade IV, l'eau de la dernière série enfin renfermait seulement des exuvies nymphales. Le rendement des élevages effectués dans ces filtrats était déterminé par le nombre de nymphes obtenues dans chaque série en fin d'expérimentation.

Afin de mieux préciser la nature des facteurs mis ainsi en évidence, nous avons ensuite procédé à d'autres expérimentations qui seront décrites en même temps que l'exposé de nos résultats, mais dont le principe est analogue à celui décrit ci-dessus : mise en observation de larves ou nymphes âgées, filtration des eaux d'élevage et étude de l'effet des filtrats sur de jeunes larves.

2.2.1.3. *Etude de l'influence de la température sur le développement des formes préimaginales.*

Notre expérimentation a été effectuée dans deux pièces, l'une climatisée, l'autre à la température ambiante. Les températures extrêmes des eaux d'élevage variaient entre 20,8 et 23° dans la première salle, entre 28,5 et 30 °C dans la deuxième. Dans chacune d'elles, nous avons placé un bac où avaient été déposées, le jour de leur éclosion, 500 larves de stade I, qui recevaient quotidiennement 0,4 gramme de biscuit de chien. La densité larvaire choisie était relativement peu importante, ceci afin d'éliminer le plus possible l'influence des déchets larvaires qui peuvent être un facteur de ralentissement du développement préimaginal.

2.2.2. RÉSULTATS.

2.2.2.1. *Influence de la nourriture.*

La figure 7 traduisant les résultats de la première expérimentation montre que, quelle que soit la quantité de nourriture offerte aux larves, nous obtenons des populations nymphales en déséquilibre. La production nymphale obtenue pour les valeurs 1 ponte/jour - 1,35 g de nourriture/jour devient rapidement nulle. En effet, la nourriture nettement excédentaire fournie aux larves de cet élevage, entraîne rapidement une trop grande pollution du milieu, impropre au développement larvaire. Ce cas excepté, les courbes obtenues passent par une série de maximums et de minimums, quelles que soient les populations étudiées.

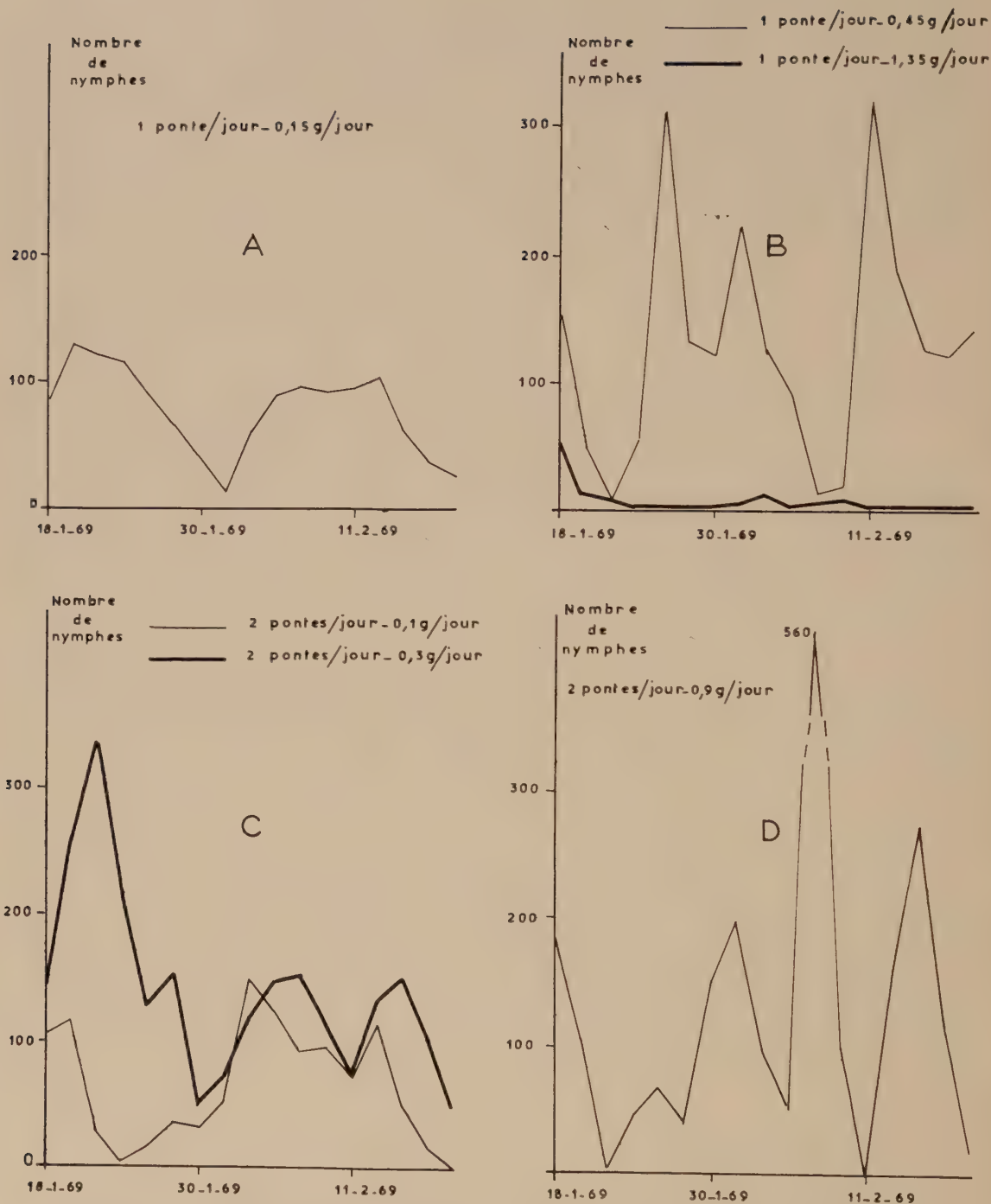


FIGURE 7. — Etude expérimentale de la dynamique des populations préimaginales de *Culex p. fatigans*. Première expérimentation : quantité de nourriture variable, densité larvaire constante.

Les mesures d'ailes que nous avons effectuées sur les adultes issus de ces nymphes (toutes choisies lorsque les différentes courbes de densité passaient par un maxi-

mum), montrent que nous avons 3 populations distinctes, chez lesquelles la taille des individus varie en fonction de la quantité de nourriture disponible (figure 8). Les écarts réduits calculés pour les populations nourries avec 0,1 et 0,3 gramme par jour, et pour celles nourries avec 0,3 et 0,9 gramme par jour sont significatifs, puisqu'égaux respectivement à 20,4 et à 33,7. Ce calcul n'a d'ailleurs fait que confirmer une différence déjà apparente sur les diagrammes. Si on utilise la taille des adultes, issus des nymphes produites dans les différents bacs, comme critère d'une nourriture suffisante ou insuffisante, il semble que 0,45 g et 0,90 g de biscuit de chien par jour constituent une quantité satisfaisante pour des populations larvaires auxquelles on ajoute respectivement 1 et 2 pontes par jour (ceci dans les conditions de notre expérimentation, l'eau des élevages étant à une température moyenne de 25 °C). En deçà de cette quantité, on obtient des adultes de plus petite taille, donc la nourriture apportée est insuffisante.

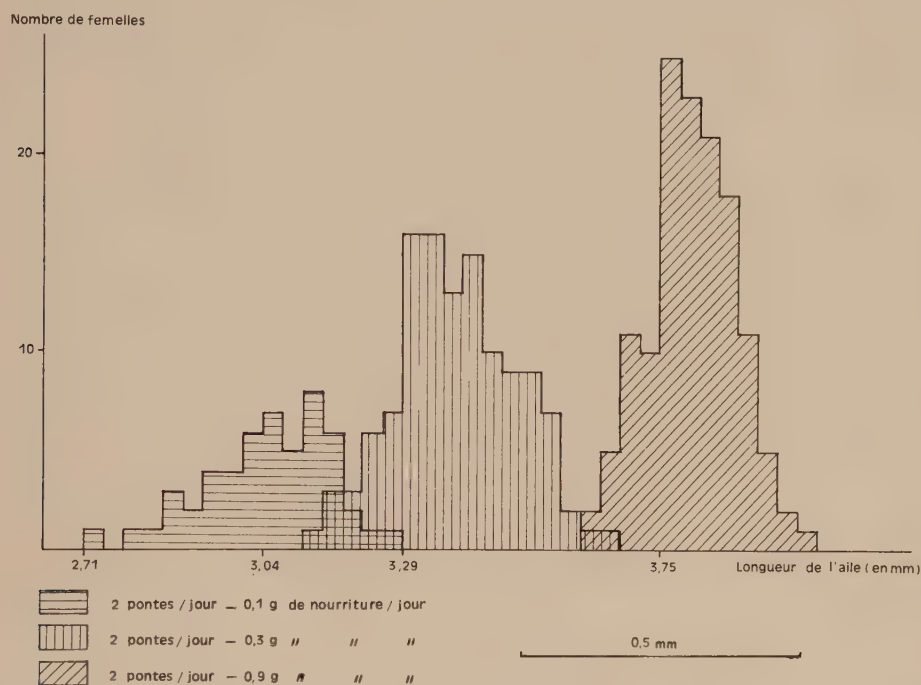


FIGURE 8. — Etude biométrique des imagos femelles de *Culex p. fatigans* issues de 3 populations larvaires ayant reçu au laboratoire des quantités de nourriture différentes. Mesures de l'aile effectuées à partir des dessins exécutés à la chambre claire.

Les résultats de la deuxième expérimentation (figures 9 et 10), montrent également que nous obtenons dans tous les cas des populations en déséquilibre, que ce soit dans la série des valeurs « densités constantes/nourriture variable », ou dans celle des valeurs « densités variables/nourriture constante ». Les 3 courbes obtenues pour chaque valeur « densité larvaire/quantité de nourriture » ne concordent pas exactement. Cela est peut-être dû au fait que le nombre de larves issues de chaque ponte n'était pas tous les jours rigoureusement identique, à moins qu'il ne se crée dans chaque bac un milieu particulier sous l'influence d'agents extérieurs (bactéries) introduits au cours des manipulations. Il est assez difficile de tirer des conclusions particulières de chacun des graphiques obtenus à partir de la deuxième expérimentation. Dans la série des valeurs « densités constantes/nourriture variable », nous noterons que les premières nymphes apparaissent plus rapidement dans les bacs recevant 0,45 g de nourriture par jour que dans ceux recevant simplement 0,05 g par jour. Cette observation est également valable dans la série « densités variables/nourriture constante », où les premières nymphes

apparaissent plus rapidement dans les bacs où les densités de populations sont les moins élevées, ce qui indiquerait donc qu'une nourriture insuffisante retarde le développement préimaginal.

La valeur « 1 ponte/jour - 0,45 g/jour de nourriture » qui avait été retenue lors de la première expérimentation a été reprise pour la deuxième expérimentation. Les résultats obtenus pour cette valeur au cours des 2 expérimentations ne sont pas concordants. Dans le premier cas, on obtient 2 pics très marqués, dans le deuxième cas, le maximum de nymphes est obtenu le premier jour de la production nymphale. Cette discordance entre les 2 résultats pourrait s'expliquer par le fait que lors de la 2^e expéri-

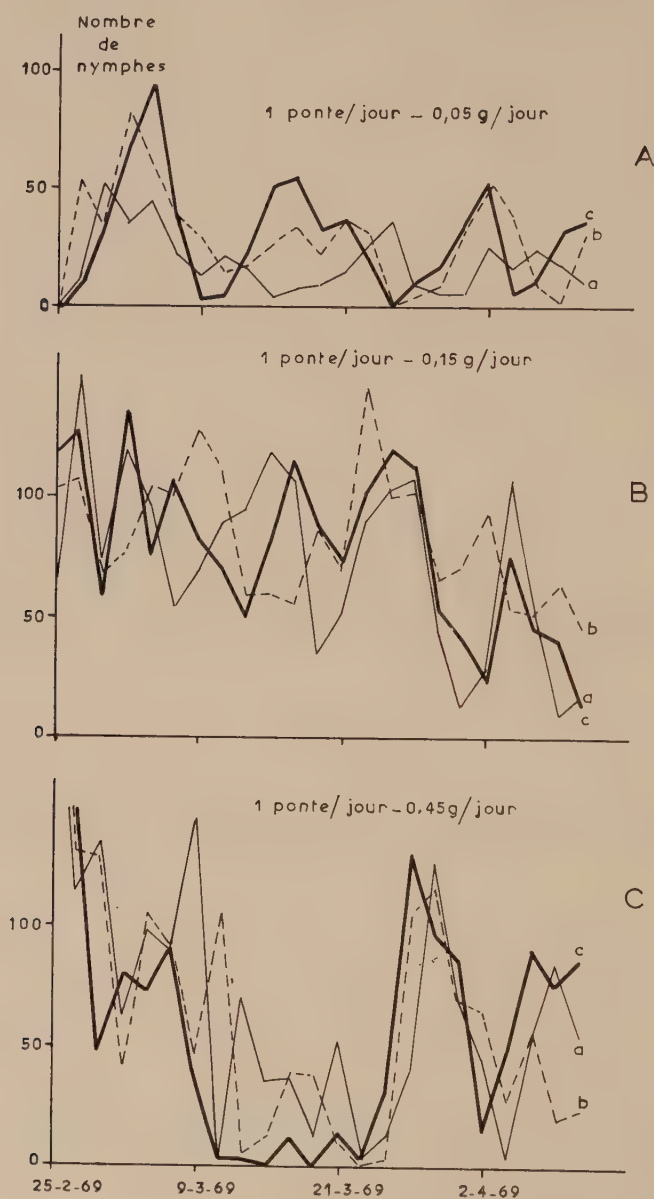


FIGURE 9. Etude expérimentale de la dynamique des populations préimaginales de *Culex p. fatigans*. Seconde expérimentation : quantité de nourriture variable, densité larvaire constante.

mentation, une plus grande prolifération bactérienne ait été favorisée par la température plus élevée des eaux d'élevage (28°-29 °C contre 25 °C lors de la première expérimentation). Cette plus grande prolifération bactérienne aurait par la suite limité les rendements nymphaux.

2.2.2.2. Influence d'éventuelles substances toxiques.

2.2.2.2.1. Mise en évidence de leurs effets.

Le tableau II montre qu'il n'y a guère de différence entre la production nymphale du témoin et celle obtenue dans un filtrat provenant d'un élevage ayant contenu des larves de stade III. Cette production est plus faible lorsqu'on utilise un milieu provenant

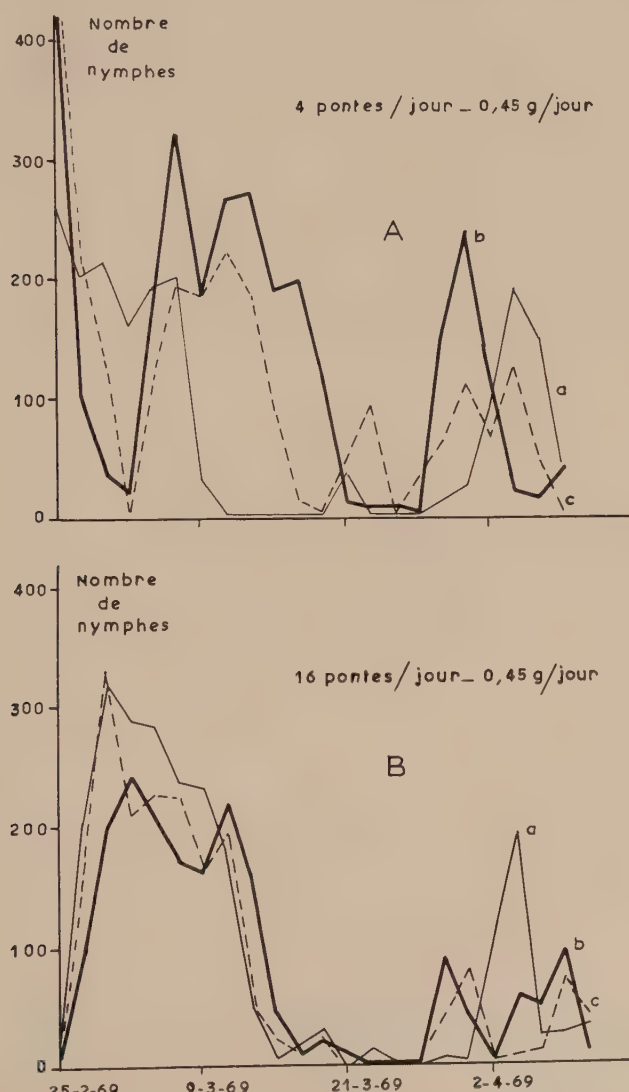


FIGURE 10. Etude expérimentale de la dynamique des populations préimaginales de *Culex p. fatigans*. Seconde expérimentation : quantité de nourriture constante, densité larvaire variable.

TABLEAU II

Etude de la toxicité des filtrats des eaux d'élevage de *Culex pipiens fatigans*, vis-à-vis des jeunes larves de la même espèce

Origine du filtrat étudié	Nombre de larves de stade I élevées dans le filtrat et le témoin	Production nymphale									
		Filtrat					Témoin				
		1 ^{er} jour	2 ^e jour	3 ^e jour	4 ^e jour	Total	1 ^{er} jour	2 ^e jour	3 ^e jour	4 ^e jour	Total
Eau ayant contenu des larves de stade III	800	577	143	10	—	730 (91,3 %)	228	476	49	—	753 (94,1 %)
Eau ayant contenu des larves de stade IV et quelques rares nymphes	600	130	51	3	—	184 (30,7 %)	96	293	123	32	544 (90,7 %)
Eau ayant contenu des nymphes et quelques rares larves de stade IV	600	—	—	—	—	0 (0,0 %)	335	129	9	6	479 (79,8 %)
Eau ayant contenu des mues nymphales	300	193	57	3	—	253 (84,3 %)	151	62	4	—	217 (72,3 %)

Les pourcentages représentent le nombre de nymphes obtenues à partir des larves I placées en observation.

d'un élevage ayant contenu des larves de stade IV et quelques nymphes. Elle devient nulle lorsque le filtrat a pour origine des eaux ayant renfermé une majorité de nymphes. La présence de mues, après éclosion de toutes les nymphes, n'a pratiquement pas d'action. Il faut donc admettre que les eaux d'élevage renferment à certains moments une ou plusieurs substances toxiques empêchant le développement des jeunes larves. L'effet inhibiteur de ces substances est passager (2 ou 3 jours). Il se manifeste avec la plus grande intensité lorsque la plupart des individus constituant l'élevage ont terminé leur cycle larvaire.

2.2.2.2.2. Origine de ces substances.

Trois hypothèses doivent être envisagées pour expliquer cette origine :

- l'accumulation des déchets est maximum lorsque les larves IV âgées vont se nymphoser,
- les exuvies larvaires peuvent libérer une substance toxique qui provoquerait également la mortalité des jeunes larves,
- il y aurait libération dans les eaux d'élevage, au moment de la nymphose, d'une substance toxique.

L'influence des seuls déchets était difficilement vérifiable dans les conditions de notre expérimentation, puisque nous ne pouvions opérer à aucune extraction chimique.

Nous avons vérifié la deuxième hypothèse en élevant des jeunes larves dans des bacs contenant des exuvies larvaires en nombre variable. Nous n'avons pas observé de différence significative entre le rendement nymphal obtenu dans ces bacs et celui obtenu dans les bacs témoins.

La vérification de la troisième hypothèse nous a amené à effectuer l'expérience suivante : des larves de *C. p. fatigans* ont été élevées normalement. Après avoir atteint le stade IV âgé, 900 d'entr'elles ont été transférées sans nourriture dans un bac de 250 cm³ contenant de l'eau ordinaire. 24 heures plus tard, toutes les larves avaient nymphosé. 100 larves de stade I étaient placées dans l'eau de nymphose préalablement filtrée. Les résultats de cette expérimentation, rapportés dans le tableau III, montrent que le rendement nymphal de l'eau où avaient été placées les larves âgées du stade IV était bien inférieur au rendement témoin. La même expérience répétée avec des larves IV, moins âgées que les précédentes, qui n'avaient donc pas eu la possibilité de nymphoser au bout de 24 heures, avait permis d'obtenir un rendement nymphal légèrement moins important que le rendement témoin, mais en tous cas beaucoup plus élevé que précédemment.

Nous ne pensons pas que la différence quantitative entre les déchets émis par ces deux catégories de larves soit telle qu'elle entraîne d'aussi importantes variations dans ce rendement. Pour IKESHOJI et MULLA (1970), ce facteur limitant semble issu des eaux ayant hébergé des larves de stade III. Cependant, ces deux auteurs ont opéré avec des densités préimaginales beaucoup plus élevées que les nôtres (1 500 à 2 000 larves de stade III pour 300 ml d'eau), et il est possible que dans ces conditions les substances émises

TABLEAU III
Etude du rendement nymphal du filtrat d'une eau déjà utilisée
pour la seule nymphose de larves de *C. p. fatigans*.

Dates de la nymphose	Nombre de nymphes	
	Eau de nymphose	Eau témoin
1 ^{er} jour	3	7
2 ^e jour	16	71
3 ^e jour	—	7
Total	19	85

100 larves de stade I ont été mises en observation dans chacun des deux filtrats.

par ces larves aient considérablement limité à elles seules les populations de jeunes larves. Pour notre part, sans nier l'influence de tels facteurs, nous sommes donc amené à admettre qu'il existe dans les filtrats un autre élément limitant des populations préimaginales. Sa présence pourrait être liée à l'apparition des nymphes, dans ces populations, comme nous l'avons montré ci-dessus.

2.2.2.2.3. Rôle des composants du milieu dans la manifestation de ces substances.

Dans deux bacs renfermant 1 200 cm³ d'eau, nous avons placé 45 pontes. A leur éclosion, les larves étaient nourries, dans un cas avec une certaine quantité de nourriture que nous appellerons nourriture 1, dans l'autre cas avec une quantité de nourriture, 6 fois supérieure à la précédente et que nous appellerons nourriture 6. En même temps, un bac contenant le même volume d'eau, mais pas de larves, recevait lui aussi une nourriture 6. 40 heures environ après l'apparition des premières nymphes, les eaux d'élevages avaient été filtrées et les formes préimaginales dénombrées. Le bac où avait été introduite la nourriture 1 renfermait 4 785 individus (4 612 larves et 173 nymphes). Le bac contenant la nourriture 6 hébergeait 3 293 individus (2 713 larves et 580 nymphes). Filtrée suivant le processus habituel, chacune de ces eaux était ensuite fractionnée en 4 volumes égaux et utilisée pour l'élevage de larves de stade I (chacun de ces volumes représentant environ 250 cm³, recevait 100 larves de stade I).

En fin d'expérimentation (tableau IV), le filtrat qui avait contenu la nourriture 6 donnait un nombre de nymphes beaucoup moins élevé que celui ayant renfermé la nourriture 1. Cette différence peut s'expliquer soit par le nombre de nymphes plus élevé qui se trouvait dans le bac renfermant la nourriture 6, soit par la plus grande quantité de nourriture offerte à cette colonie préimaginale, nourriture qui entraînerait une augmentation du métabolisme des individus, et donc le rejet d'une plus grande quantité de déchets toxiques. Ce métabolisme plus élevé pourrait peut être expliquer également la différence existant entre les totaux des individus des deux colonies-mères (4 785 contre 3 292), puisque l'action des déchets toxiques peut être perceptible sur les individus mêmes qui les émettent (ROUBAUD et TOUMANOFF, 1930). Dans ce cas, le rendement du bac recevant le plus de nourriture en serait forcément affecté. Si le rendement de l'eau ayant reçu la nourriture 1 n'est pas très affecté par l'influence de ces substances toxiques, la durée du développement larvaire est par contre considérablement allongée.

TABLEAU IV
Rendement nymphal des filtrats de diverses eaux
ayant hébergé des formes pré-imaginale ou reçu
seulement de la nourriture

Nombre de jours après le début de la première nym- phose	Nombre de nymphes			
	Nourriture 6 seule	Nourriture 6 + larves et nymphes	Nourriture 1 + larves et nymphes	Témoin (eau ordinaire)
1 ^{er} jour	299	—	—	—
2 ^e jour	85	2	81	328
3 ^e jour	—	1	103	5
4 ^e jour	—	—	38	4
5 ^e jour	—	—	37	—
Total	384	3	259	337

400 larves de stade 1 ont été mises en élevage dans chacun de ces filtrats.

Nous pouvons donc conclure de cette expérimentation, que l'intoxication des jeunes larves est le seul fait des formes préimaginale âgées, mais qu'elle n'est pas obligatoirement fonction du nombre total de ces formes âgées. La quantité de nourriture introduite dans les eaux d'élevage ne joue pas de rôle dans cette intoxication. En effet, le tableau IV montre bien que le filtrat du bac ayant reçu seulement de la nourriture assure un développement larvaire plus rapide et une production nymphale supérieure à celle du témoin, contrairement d'ailleurs à ce qu'avaient observé IKESHOJI et MULLA (1970).

2.2.2.3. Influence de la température.

Le nombre de nymphes obtenues aux deux températures était comparable. A basse température, les larves se développent plus lentement qu'à température élevée. La durée de la vie moyenne larvaire est de 9,4 jours dans le premier cas, contre 5,2 dans le deuxième. De plus, la vitesse d'apparition des nymphes est considérablement modifiée, puisque dans la pièce climatisée elles apparaissent en 5 jours, alors que cette durée est de 2 jours seulement dans la pièce à température normale, et encore convient-il de noter, dans ce dernier cas, que 78 % environ des nymphes apparaissent le premier jour.

2.2.3. DISCUSSION.

Si l'on utilise comme critère d'une quantité de nourriture insuffisante la taille des adultes issus des divers élevages (2 pontes/jour recevant 0,1 g/jour de nourriture dans la première expérimentation), il paraît logique, au moins dans ce cas-là, que la courbe des densités nymphales passe par une série de maximums et de minimums. La plus grande partie de la nourriture larvaire serait consommée par les larves de stade IV, plus compétitives que les larves plus jeunes. Lorsque ces larves de stade IV sont transformées en nymphes, les générations suivantes de jeunes larves disposent d'une nourriture suffisante pour se développer normalement.

Le phénomène semble plus difficile à expliquer lorsque la quantité de nourriture paraît suffisante (0,45 g/jour pour une ponte et 0,90 g/jour pour 2 pontes, lors de la première expérimentation). Il faut alors faire intervenir l'hypothèse de l'action d'autres facteurs : accumulation des déchets, émission d'une ou plusieurs substances toxiques au moment de la nymphose. Nous avons pu observer, au cours de nombreuses expériences de laboratoire dont le détail ne sera pas exposé ici, que dans une population de larves âgées, la nymphose s'effectuait d'autant plus rapidement que la quantité de nourriture fournie à ces larves était plus appropriée. Aussi les facteurs limitants des populations préimaginales seraient-ils conditionnés par la nourriture. Les courbes qui présentent les maximums et les minimums les plus marqués sont justement celles correspondant aux quantités de nourriture les plus appropriées (0,45 g/jour pour une ponte et 0,90 g/jour pour deux pontes lors de la première expérimentation). Une population importante de larves âgées entraînerait, d'une part une grande accumulation de déchets, d'autre part la formation de nombreuses nymphes, ce qui se traduirait par une forte mortalité chez les jeunes larves. Dans le cas d'une nourriture insuffisante, les populations de larves âgées étant numériquement moins importantes, les substances de déchets sont émises en quantités moindres et le nombre de nymphes est plus restreint. L'opposition entre les minimums et les maximums paraîtra moindre évidemment.

Dans le cas des élevages contenant une quantité de nourriture excédentaire, le phénomène paraît irréversible, la courbe de production nymphale, tendant rapidement et définitivement vers zéro, par suite d'une fermentation bactérienne intense qui rendrait le milieu rapidement impropre à toute production nymphale.

Si la nourriture est le facteur majeur conditionnant ce phénomène, il nous faut aussi rappeler le rôle de la température qui influe également sur la vitesse d'apparition des nymphes, comme l'ont montré nos expériences de laboratoire.

La nature exacte des diverses substances toxiques qui provoquent un ralentissement de la croissance ou la mort des jeunes larves serait évidemment très intéressante à connaître, mais nous en sommes réduits aux hypothèses. On peut cependant admettre que durant la vie larvaire, les excréta rejetés par les formes préimaginales âgées sont en partie responsables de cette intoxication des jeunes larves et que les importantes modifications survenant chez les larves âgées au moment de la nymphose, s'accompagnent de l'émission de nouvelles substances toxiques, chimiquement différentes, sans doute, des précédentes. Il serait intéressant de déterminer si l'effet de ces substances sur les jeunes larves est le même, suivant qu'elles ont été émises par des formes préimaginales de l'un ou de l'autre sexe. Leur action (qu'il s'agisse de substances émises durant la vie larvaire, ou de substances émises au moment de la nymphose) sur les jeunes larves demeure également inconnue. S'agit-il d'une action directe ou bien agissent-elles indirectement, notamment sur les bactéries conditionnant la vie larvaire ? Là encore, nous devons nous en tenir aux seules hypothèses dans l'état actuel de nos connaissances.

Dans nos expériences de laboratoire, les effets de ces substances ne semblent pas excéder quelques jours. Cependant sur le terrain, nous observons, dans certains cas, une périodicité des maximums des densités nymphales, de 10 à 20 jours (supérieure donc à la durée d'efficacité que nous avons déterminée et au temps de développement d'une génération préimaginale). En dépit de la dégradation de ces substances toxiques, il faudrait donc admettre que, durant quelques jours, il subsiste dans les gîtes un certain nombre de

conditions, liées peut-être aux différents composants du milieu (température, nourriture, degré de pollution) et ne se prêtant pas à un développement optimum des formes préimaginales.

Nous n'avons pu étudier au laboratoire l'effet de ces substances sur des individus appartenant à d'autres espèces et notamment *C. cinereus*. IKESHOJI et MULLA (1970) ont pu observer, pour leur part, que ces facteurs isolés à partir d'eaux utilisées pour les élevages de *C. quinquefasciatus* étaient actifs contre *Culex tarsalis* Coquillett, 1896, *Anopheles albimanus* Wiedemann, 1821 et *Ae. aegypti*, mais pour notre part, nous n'avons guère recueilli d'informations sur le terrain à ce sujet.

Ces expériences de laboratoire montrent enfin que le phénomène observé est indépendant d'une certaine périodicité dans le rythme de ponte, puisque la quantité de pontes introduites quotidiennement dans nos élevages était constante.

3. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Des observations effectuées sur le terrain et au laboratoire, il ressort que plusieurs facteurs conditionnent, à des degrés divers, la dynamique des populations préimaginales de *C. p. fatigans* dans la ville de Bobo-Dioulasso.

3.1. Structure des puisards et importance des précipitations.

Certains puisards, nous l'avons vu, sont peu productifs en saison des pluies. La surface de l'eau étant voisine du niveau du sol, les précipitations même peu importantes balayaient les pontes et les jeunes larves de façon régulière. Dès la fin des précipitations, aucune perturbation ne venant troubler la surface du gîte, la productivité de ces puisards augmente de façon considérable. Ce facteur ne joue pas dans tous les cas, mais son rôle peut être déterminant, en saison des pluies, et conditionne à lui seul le devenir de certaines populations préimaginales.

3.2. Degré de pollution de l'eau des gîtes.

Comme nous l'avons exposé au début du présent travail, *C. p. fatigans* ne s'accommode pas d'eaux aussi polluées que *C. cinereus*. Bien que le degré de pollution de l'eau des gîtes ne puisse être mesuré de façon précise, nous avons pu vérifier que les puisards les plus pollués de Bobo-Dioulasso étaient essentiellement colonisés par *C. cinereus*. Ils n'en étaient pas moins attractifs pour les femelles gravides de *C. p. fatigans*, puisque de nombreuses pontes de cette espèce pouvaient être observées quotidiennement à leur surface. Cependant, les larves issues de ces pontes ne pouvaient effectuer leur développement normalement. Le degré de pollution des gîtes est donc un facteur limitant des populations préimaginales de *C. p. fatigans*. Ce fait a d'ailleurs été confirmé par les observations de laboratoire, où dans le cas d'une nourriture nettement excédentaire (1,35 g de nourriture/jour dans un bac où était placée une ponte tous les jours), le milieu se pollue très rapidement, et interdit tout développement préimaginal ultérieur.

3.3. Température.

La température conditionne la durée de développement des formes préimaginales. Une baisse de température entraîne donc une surpopulation des gîtes larvaires, qui

pourrait avoir pour effet de rendre le milieu moins favorable. Cette modification semble avoir pour conséquence un déséquilibre de la sex-ratio des individus issus des puisards où est observé un tel phénomène.

Une hausse de température accélère la vitesse de développement larvaire et d'apparition des nymphes, et nous avons vu que ce phénomène pouvait jouer un rôle important dans la limitation des populations préimaginales.

3.4. Quantité de nourriture disponible dans les puisards.

Il s'agit là d'un facteur dont l'importance n'a pas été appréciée sur le terrain dans la présente étude. En laboratoire, l'existence de ce facteur a pu être démontrée, mais ici aussi, son importance exacte est difficile à déterminer, car elle se superpose à celle d'autres facteurs biotiques.

3.5. Action des individus de la même espèce.

Seule a pu être mise en évidence l'action toxique de substances émises par les larves âgées durant le quatrième stade et au moment de la nymphose. Son importance peut être variable, allant de la limitation à la destruction des populations de jeunes larves. Elle ne se manifeste pas de façon constante, mais ses effets n'en ont pas moins une répercussion capitale sur certains groupes de jeunes larves dont ils conditionnent le devenir.

L'importance de ces substances semble dépendre au moins en partie de la quantité de nourriture larvaire disponible et de la température de l'eau des élevages.

3.6. Action des autres animaux.

C. cinereus peut occuper, dans certains cas, les mêmes gîtes que *C. p. fatigans*. Il est possible qu'une concurrence s'établisse entre ces deux espèces pour l'attribution de la nourriture, mais ce phénomène ne nous paraît pas particulièrement net, comme nous l'avons déjà montré précédemment. En effet, nous n'avons pu trouver de corrélation, ni d'influence du cycle d'une espèce sur l'autre lorsqu'elles étaient toutes deux présentes dans le gîte. De plus, chacune des deux espèces présente un cycle de densités comportant des maximums et des minimums, qu'elle occupe seule le gîte ou non.

A certaines époques, des larves de *Culex tigripes* Grandpré et Charmoy, 1900, peuvent occuper les puisards, mais leur nombre est toujours très faible. En dépit de leur voracité, elles ne peuvent influencer de façon tangible sur la dynamique des populations préimaginales de *C. p. fatigans*. Un éventuel rôle cannibale des larves de *C. p. fatigans* et *C. cinereus* à l'égard des jeunes larves de leur propre espèce ou de l'autre espèce, n'a pas été mis en évidence.

3.7. Importance de ces différents facteurs.

Les précipitations en tant qu'agent mécanique, et le degré de pollution des gîtes nous paraissent les facteurs limitants les plus importants de la dynamique des populations préimaginales de *C. p. fatigans*, puisqu'ils conditionnent l'établissement de ces populations dans les puisards. Dans le cas où une population préimagine s'établit dans un gîte, sa dynamique est fonction de l'action des substances toxiques

émises par les larves âgées. Cette action, en effet, se manifeste dans tous les cas. Elle peut se jumeler avec celle d'une nourriture insuffisante, mais elle oriente à elle seule le sens de l'évolution des populations préimaginales, qu'une espèce ou deux soient présentes dans le puisard considéré.

L'action réunie des autres facteurs ne peut, à elle seule, modifier le sens de cette évolution.

REMERCIEMENTS.

Nous remercions vivement les personnes qui ont bien voulu nous aider de leurs conseils durant l'exécution et la rédaction de ce travail, et plus particulièrement Monsieur le Professeur J. BERGERARD, Monsieur le Professeur P. GRENIER, Monsieur J. HAMON et le Docteur M. OVAZZA. Nous voudrions également exprimer notre reconnaissance à Monsieur P. SALES qui a réalisé la plupart des figures accompagnant notre texte, et à Monsieur DÉJARDIN, statisticien de l'O.R.S.T.O.M. qui a bien voulu exécuter nos calculs d'écart réduit.

Manuscrit reçu le 22 janvier 1971.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (J.F.) & HORSFALL (W.R.), 1963. — Thermal stress and anomalous development of mosquitoes (Diptera = Culicidae). I. Effect of constant temperature on dimorphism of adults of *Aedes stimulans*. *J. exper. Zool.*, **154**, 67-107.
- ANDREWARTHA (H.G.), 1961. — Introduction to the study of animal populations. *Phoenix Sci. Ser.*, The University of Chicago Press, Chicago, 281 p.
- BAGSTER WILSON (D.) & MSANGI (A.S.), 1955. — An estimate of the reliability of dipping for mosquito larvae. *East afr. med. J.*, **32**, 37-39.
- BAR-ZEEV (M.), 1958. — The effect of temperature on the growth rate and survival of the immature stages of *Aedes aegypti* (L.). *Bull. ent. Res.*, **49**, 157-163.
- BASU (P.C.), 1967. — Notes relatives à la méthodologie de l'évaluation épidémiologique. *WHO/Fil/67.72*, 7 p. (Doc. multigr., O.M.S., Genève).
- BATES (M.), 1949. — The natural history of mosquitoes. The Macmillan Company, New-York, 379 p.
- BOISSEZON (P. DE), 1930. — Contribution à l'étude de la biologie et de l'histophysiologie de *Culex pipiens* L. *Ed. Arch. Zool. exper.* **70**, 281-431.
- BOYD (M.F.), 1949. — Malariology, 1. W.B. Saunders, Philadelphia and London, 787 p.
- BREELAND (S.G.) & PICKARD (E.), 1963. — Life history studies on artificially produced broods of floodwater mosquitoes in the Tennessee Valley. *Mosq. News*, **23**, 75-85.
- BREELAND (S.G.) & PICKARD (E.), 1967. — Field observations on twenty-eight broods of floodwater mosquitoes resulting from controlled floodings of a natural habitat in the Tennessee Valley. *Mosq. News*, **27**, 343-358.
- CHAPMAN (H. C.) & LEWALLEN (L. L.), 1963. — Field tests with insecticides against mountain *Aedes* larvae in California. *Mosq. News*, **23**, 41-44.
- CHRISTIE (M.), 1954. — A method for the numerical study of larval populations of *Anopheles gambiae* and other pool-breeding mosquitoes. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **48**, 271-276.
- DAJOZ (R.), 1970. — Précis d'écologie. Dunod, Paris, 357 p.
- DEBACH (P.), 1966. — The competitive displacement and coexistence principles. *Ann. Rev. Ent.*, **11**, 183-212.

- DOBY (J.M.) et MOUCHET (J.), 1957. — Ecologie larvaire de quelques espèces de Culicidés dans la région de Yaoundé (Sud-Cameroun). *Bull. Soc. Path. exot.*, **50**, 945-957.
- ELTON (Ch.), 1962. — Animal ecology. Sidgwick et Jackson, London, 204 p.
- FERNANDO (C.H.), 1964. — Report on a study of some freshwater habitats in Rangoon with special reference to the ecology of *Culex pipiens fatigans*. *J. Ceylon med. Sci.*, **13**, 78-112.
- GASCHEN (H.), 1932. — Influence de la température et de la nutrition larvaire sur le développement de *Culex pipiens* (race autogène). *Bull. Soc. Path. exot.*, **25**, 577-581.
- GILLIES (M.T.) & SMITH (A.), 1960. — The effect of a residual house spraying campaign in East Africa on species balance in the *Anopheles funestus* group. The replacement of *A. funestus* Giles by *A. rivulorum* Leeson. *Bull. ent. Res.*, **51**, 243-252.
- GILOTRA (S.K.), ROZEBOOM (L.E.) & BHATTACHARYA (N.C.), 1967. — Observations on possible competitive displacement between populations of *Aedes aegypti* Linnaeus and *Aedes albopictus* Skuse in Calcutta. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 437-446.
- GOELDI (D.A.), 1905. — Os mosquitos no Para. Reunião de quatro trabalhos sobre os Mosquitos indígenas, principalmente as espécies que molestam o homem. *Mem. Mus. Goeldi (paraense)*, (Pará), **4**, 154 p.
- GRAHAM (J.E.) & BRADLEY (I.E.), 1962. — The effects of species on density of mosquito larval populations in Salt Lake County, Utah. *Mosq. News*, **22**, 239-247.
- HORSFALL (W.R.) & ANDERSON (J.F.), 1964. — Thermal stress and anomalous development of mosquitoes (Diptera = Culicidae). III. *Aedes sierrensis*. *Canad. Ent.*, **96**, 1369-1372.
- IKESHOJI (T.), 1966. — Bionomics of *Culex (Lutzia) fuscans*. *Jap. J. exper. Med.*, **36**, 321-334.
- IKESHOJI (T.) & MULLA (M.S.), 1970. — Overcrowding factors of mosquito larvae. *J. econ. Ent.*, **63**, 90-96.
- LE BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). *Mém. O.R.S.T.O.M., Paris*, **17**, 204 p.
- LEWIS (L.F.), CHRISTENSON (D.M.) & EDDY (C.W.), 1965. — Control of mosquito larvae in Willamette Valley, Oregon log ponds. *Mosq. News*, **26**, 400-402.
- LUDWIG (P.G.) & MCNEIL (J.C.), 1966. — Results of laboratory and field tests with dursban insecticide for mosquito control. *Mosq. News*, **26**, 344-351.
- MEILLON (B. DE) & SEBASTIAN (A.), 1967. — Qualitative and quantitative characteristics of adult *Culex pipiens fatigans* populations according to time, site and place of capture. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 75-80.
- MOORE (C.G.) & FISHER (B.R.), 1969. — Competition in mosquitoes. Density and species ratio effects on growth, mortality, fecundity and production of growth retardant. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **62**, 1325-1331.
- MULLA (M.S.), METCALF (R.L.) & KATS (G.), 1964. — Evaluation of new mosquito larvae, with notes on resistant strains. *Mosq. News*, **24**, 312-319.
- NAYAR (J.K.), 1968. — The biology of *Culex nigripalpus* Theobald (Diptera, Culicidae). Part. 2. Adult characteristics at emergence and adult survival without nourishment. *J. med. Ent.*, **5**, 203-210.
- PETERS (M.), CHEVONE (B. I.) & CALLAHAN (R.A.), 1969. — Interactions between larvae of *Aedes aegypti* (L.) and *Culex pipiens* L. in mixed experimental populations. *Mosq. News*, **29**, 435-438.
- PICHON (G.) et GAYRAL (Ph.), 1970. — Dynamique des populations d'*Aedes aegypti* dans trois villages de savane d'Afrique de l'Ouest. Fluctuations saisonnières et incidence épidémiologique. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **VIII**, **1**, 49-68.
- QUTUBUDDIN (M.), 1952. — The emergence and sex-ratio of *Culex fatigans* Wied. (Diptera, Culicidae) in laboratory experiments. *Bull. ent. Res.*, **43**, 549-565.

- RACHOU (R.G.), LIMA (M.M.), FERREIRA NETO (J.A.), 1954. — Alguns dados relativos à evolução do *Culex fatigans* em condições de laboratório em Florianópolis. *Rev. brasil. Malar. Doen. trop.*, **6**, 429-431.
- REES (D.M.) & ANDERSEN (D.M.), 1966. — Results of multipurpose water management studies on marshes adjacent to the great Salt Lake, Utah. *Mosq. News*, **26**, 160-168.
- RIOUX (J.A.) *et al.*, 1965. — Les problèmes théoriques et pratiques posés par la lutte contre *Culex pipiens* L. dans le sud de la France. *Arch. Inst. Pasteur Tunis*, **41**, 473-503.
- ROUBAUD (E.) et TOUMANOFF (C.), 1930. — Intoxications d'encombrement, chez les larves de *Culex* vivant en milieu non renouvelé. *Bull. Soc. Path. exot.*, **23**, 978-986.
- ROUBAUD (E.) et GASCHEN (H.), 1932. — Concurrence larvaire et peuplements anophéliens. *Bull. Soc. Path. exot.*, **25**, 428-430.
- ROUBAUD (E.) et TREILLARD (M.), 1934. — Influence de la nourriture larvaire sur le développement et le comportement agressif des anophèles. Note préliminaire. *Bull. Soc. Path. exot.*, **27**, 461-467.
- SERVICE (M.W.), 1966. — The replacement of *Culex nebulosus* Theo. by *Culex pipiens fatigans* Wied. (Diptera, Culicidae) in towns in Nigeria. *Bull. ent. Res.*, **56**, 407-415.
- SOLIMAN (A.A.), RIFAAT (M.A.) & IBRAHIM (M.T.H.), 1967. — Biology of Egyptian anophelines. 1. Biological activities of *Anopheles pharoensis* in nature. *J. trop. Med. Hyg.*, **70**, 63-67.
- STEFFAN (W.A.), 1970. — Evidence of competitive displacement of *Toxorhynchites brevialpis* Theobald by *T. amboinensis* Doleschall in Hawaii. *Mosq. Syst. Newsletter*, **2**, 68.
- STEVENS (L.F.) & STROUD (R.F.), 1967. — Control of mosquito adults and larvae with ultra-low volume aerial applications of Baygon (R) and Baygon-Baytex (R) mixture. *Mosq. News*, **27**, 482-485.
- WADA (Y.), 1965. — Effects of larval density on the development of *Aedes aegypti* (L.) and the size of adults. *Quaest. ent.*, **1**, 223-249.
- WILTON (D.P.), 1968. — A laboratory study of larval competition between *Aedes aegypti* (L.) and *Aedes triseriatus* (Say). *Mosq. News*, **28**, 627-630.

Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828,
(Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine
de savane soudanienne Ouest-Africaine. (1)
Tendances endo-exophages et cycle d'agressivité.

R. SUBRA

Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M.
Centre O.R.S.T.O.M. de TANANARIVE - B.P. 434
(Rép. Malgache)

RÉSUMÉ

Les tendances endo-exophages et le cycle d'agressivité de *C. p. fatigans*, à Bobo-Dioulasso, ont été étudiés par des captures effectuées pendant 21 mois (1966-1967) sur appâts humains.

Ces captures ont montré que les femelles se gorgent durant la nuit et manifestent des tendances nettement endophages, quelle que soit la période d'observation. Ces tendances ont pu être mises en relation, à certaines saisons, avec des facteurs particuliers, comme l'âge des femelles et la température extérieure.

Pendant toute l'année, le cycle d'agressivité, aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur des habitations, se caractérise par une courbe en cloche, avec un pic à 1 heure ou deux heures du matin. L'aspect de cette courbe varie légèrement au cours de l'année. Pendant la saison froide notamment, le pic de la courbe est beaucoup plus marqué qu'aux autres époques. Une telle variation peut être liée aux températures relativement basses qui caractérisent cette saison. L'influence du facteur température sur le cycle d'agressivité est apparue cependant comme secondaire, tout comme celle de l'âge des femelles. En saison des pluies, cependant la répartition des femelles pares capturées dans les habitations n'est pas homogène tout au long de la nuit; ce phénomène semble lié au cycle de ponte de l'espèce. La pluie et le vent ont une influence nette mais très épisodique.

De l'examen des données recueillies dans ce travail, il ressort que *C. p. fatigans* a un cycle de piqure nocturne relativement stable, peu modifié par l'âge des femelles ou les facteurs climatiques. Des remarques sur le comportement du moustique et la périodicité des microfilaires de *Wuchereria bancrofti* terminent ce travail.

ABSTRACT.

A 21 months study of feeding habits and biting rates of *Culex p. fatigans* in Bobo Dioulasso (Upper Volta) is reported here.

C. p. fatigans females feed mainly during the night. They show a strong endophagous tendency. The biting rate is almost the same outside and inside the houses. Gaussian curves with a peak at 2 (a.m.) represent *C. p. fatigans* aggressivity. The seasonal variations of biting rate are unimportant. The aggressivity rather depend on intrinsic species factors.

INTRODUCTION

La connaissance des tendances endo-exophages et du cycle d'agressivité des différentes espèces de moustiques, apporte des éléments importants dans l'appréciation de leur rôle vecteur de certaines maladies tropicales.

Rappelons que l'on nomme endophagie la tendance des moustiques à se nourrir à l'intérieur des habitations, exophagie la tendance à se gorgier à l'extérieur.

(1) Ce travail a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat qui a été soutenue le 30 juin 1971 à la Faculté des Sciences d'Orsay. Jury: MM. POSSOMPÈS (Président), BERGERARD (Rapporteur), R. LE BERRE.

Le rôle vecteur d'une espèce à tendances nettement endophages, piquant la nuit, lorsque les humains sont à l'intérieur de leurs habitations sera plus important que celui d'une espèce chez laquelle cette tendance est moins marquée, toutes choses étant semblables par ailleurs. Il sera encore plus marqué s'il y a coïncidence entre le rythme de piqûre de l'insecte et la périodicité du parasite qu'il transmet, comme DE MEILLON et SEBASTIAN (1967) l'ont observé pour *C. p. fatigans* et *Wuchereria bancrofti* Cobbold, 1877, à Rangoon.

De plus les récoltes d'insectes effectuées au cours de telles études constituent certainement un des échantillonnages les plus valables des populations culicidiennes d'un lieu donné, dans la mesure où l'espèce étudiée est anthropophile, ce qui est le cas de *C. p. fatigans* à Bobo-Dioulasso (HAMON *et al.*, 1967 ; SUBRA, 1970). Les captures sur appâts humains sont susceptibles de mettre en évidence les variations saisonnières des densités des adultes et surtout d'apporter des indications valables sur l'âge physiologique moyen des femelles. Bien sûr ceci n'est plus vrai en ce qui concerne les populations autogènes, mais ce phénomène est mineur ou inexistant dans les populations ouest-africaines de *C. p. fatigans* (SUBRA, 1972). Il faudrait également envisager le cas où les préférences alimentaires changent avec l'âge, mais nous n'avons pas eu la preuve de telles modifications de comportement au cours de nos études.

1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

1.1. Tendances endo-exophages

Nous n'évoquerons dans cette revue que les travaux consacrés à des espèces endo-exophages, sans mentionner ceux ayant trait à des espèces purement exophages.

Ces tendances se manifestent chez plusieurs espèces d'anophelini et de culicini.

Anopheles gambiae Giles, 1901, le principal vecteur du paludisme dans la région éthiopienne est surtout endophage, mais ce caractère est susceptible de grandes variations, allant de l'endophagie complète en forêt du Cameroun (LIVADAS *et al.*, 1958) jusqu'à une indifférence dans le choix des lieux de piqûre, comme l'ont observé HAMON *et al.* (1962) en secteur préforestier ouest-africain et CAVALIE et MOUCHET (1961) dans le Nord Cameroun. Dans la savane sahélienne de Haute-Volta, zone climatique analogue au Nord Cameroun, il est par contre beaucoup plus endophage (HAMON *et al.*, 1965). Le comportement de ce moustique varie très largement en fonction de la localisation des hôtes disponibles et des conditions écologiques locales. Certaines de ces différences de comportement sont à mettre certainement en relation avec la distribution du complexe *A. gambiae* (Coz et HAMON, 1964).

De telles différences dans le choix des lieux de piqûre apparaissent également chez *Anopheles funestus* Giles, 1900. L'espèce est nettement endophage en zone sahélienne (HAMON *et al.*, 1965) et en savane humide (BRENGUES *et al.*, 1968), mais ne manifeste pas de tendance très marquée en secteur pré-forestier (HAMON *et al.*, 1962).

Comme les deux espèces précédentes *C. p. fatigans* n'a pas dans ce domaine un comportement constant. En Afrique de l'Est, VAN SOMEREN *et al.* (1959) et SMITH (1961) ont observé que cette espèce manifestait des tendances nettement endophages. A Bangkok, des récoltes effectuées durant une période de 8 mois (janvier à août) ont montré également que les repas de sang étaient pris plus volontiers dans les habitations (SASA *et al.*, 1965). A Rangoon, par contre, un nombre légèrement plus élevé de femelles piquaient à l'extérieur lorsque DE MEILLON et SEBASTIAN (1967) ont effectué leurs observations.

Il ressort donc des travaux rapportés dans cette revue que les femelles de certaines espèces de moustiques se gorgent à l'intérieur et à l'extérieur des habitations. Dans certains cas l'une des deux tendances (endophage ou exophage) est la plus marquée. Pour une espèce donnée, d'ailleurs, ce choix peut être variable d'une région à l'autre. Des raisons multiples conditionnent sans doute ces tendances.

1.2. Cycle d'agressivité

Le déclenchement de l'activité de piqûre des moustiques est sous la dépendance de stimuli externes (variations de luminosité par exemple) mais ne se manifeste que dans le cadre d'un rythme circadien endogène réglé par une « horloge biologique » (« endogenous clock » des auteurs anglo-saxons). MATTINGLY (1969, p. 111 et suiv.) rapporte à ce sujet les études faites sur *A. gambiae* : l'activité est déclenchée par la baisse de la luminosité, mais ce stimulus n'est efficace que s'il intervient suivant un rythme de 24 heures.

Dans les conditions naturelles, le rythme d'activité d'une population possède des caractéristiques propres à l'espèce (diurne, nocturne, crépusculaire) modifiables par les conditions écologiques locales (BATES, 1949, p. 22) et, dans certains cas, par l'âge des femelles.

1.2.1. INFLUENCE DE L'ÂGE DES INDIVIDUS SUR LE CYCLE D'AGRESSIVITÉ DES DIPTÈRES HÉMATOPHAGES.

Les femelles pares et nullipares de *Simulium damnosum* Theobald, 1903, se nourrissent à des heures différentes du jour (LE BERRE, 1966, p. 60 et suiv.). Les premières piquent généralement plus tôt. Cette différence entre pares et nullipares est un phénomène constant, mais plus ou moins accentué suivant les saisons.

Chez les moustiques, l'influence de l'âge a été mise en évidence chez quelques espèces seulement.

En Afrique Occidentale, l'importance des femelles âgées augmente dans les chiffres de capture de la tombée de la nuit au lever du jour chez *Anopheles gr. constanti* et *Anopheles flavicosta* Edwards, 1911 (HAMON, 1963). Chez *A. funestus* et *Anopheles nili* Theobald, 1904, l'excédent des femelles pares se situe au milieu de la nuit (HAMON, 1963). Par contre cet auteur n'a pas observé de différences entre les rythmes de piqûres des femelles pares et nullipares d'*A. gambiae s.l.*, pas plus que GILLIES (1957) en Afrique de l'Est. A Madagascar, par contre, des différences de cycle liées à l'âge des femelles de cette espèce ont été mises en évidence par Coz (1964).

A cette différenciation dans le temps entre pares et nullipares, peut s'en ajouter une autre dans l'espace. En Ouganda, l'étude en forêt du cycle d'agressivité de *Mansonia aurites* Theobald, 1901, à différents niveaux au-dessus du sol, a montré que les femelles pares piquaient de préférence au-dessus de la canopée. Une observation similaire avait d'ailleurs été effectuée chez *Mansonia fuscopennata* Theobald, 1903 (CORBET, 1962).

Signalons enfin qu'à Ceylan, SAMARAWICKREMA (1968) a observé chez les vieilles femelles de *Mansonia uniformis* Theobald 1901, un rythme de piqûre variable avec le lieu où était pris le repas de sang.

Des variations de comportement, en relation avec l'âge des femelles se manifestent donc chez plusieurs espèces de diptères hématophages. Cependant, elles ne sont pas toujours constantes, des différences pouvant exister d'une région à l'autre, pour une même espèce.

1.2.2. FACTEURS CLIMATIQUES.

Chez *S. damnosum*, LE BERRE (1966, p. 62 et suivantes) a montré que la température influait considérablement sur le cycle d'agressivité. Le vent et la pluie diminuent le rendement des captures et peuvent même les supprimer. L'hygrométrie ne joue qu'un rôle limité dans les caractéristiques de ce cycle.

Les pourcentages de *Leptoconops bequaerti* Kieffer (Ceratopogonidae) piquant l'homme sont en relation directe avec la température. Les vents de vitesse trop élevée (15 miles/heure soit environ 24 km/heure, et plus) empêchent les adultes de se gorger (KETTLE et LINLEY, 1967). Le déficit de saturation n'affecte pas le cycle de cette espèce.

L'influence du facteur température semble moins nette dans le cas des moustiques, surtout lorsque le repas de sang est pris durant la nuit.

Plusieurs auteurs ont signalé qu'au-dessous d'une certaine température les femelles de moustiques ne cherchent pas à piquer. Pour *Culex pipiens* Linné, 1758,

cette température serait de l'ordre de 10° C (LACOUR, 1937, p. 38). Au-dessus de ces températures limites, les femelles se nourrissent, mais ce facteur peut alors intervenir, ici aussi, en modifiant l'aspect du cycle d'agressivité : des variations de température importantes accentuent les pics du cycle d'agressivité de *Culex salinarius* Coquillett, 1904. Cette espèce pique de façon beaucoup plus uniforme lorsque les écarts de température sont minimes (MURPHEY et DARSIE, 1962).

Plusieurs auteurs ont étudié conjointement l'action de la température et d'un autre facteur (humidité relative ou déficit de saturation). En Ouganda, HADDOW (1945) a observé que le cycle d'agressivité d'*A. gambiae s.l.* variait en sens inverse de la température et du déficit de saturation, et dans le même sens que l'humidité relative. A l'égard de ces mêmes facteurs, deux espèces d'*Eretmapodites* se comportaient de manière opposée. L'auteur en concluait que les caractéristiques du microclimat influaient sur le cycle de ces deux espèces. Reprenant ultérieurement ses observations sur les *Eretmapodites*, il estimait cependant, que le microclimat ne permettait pas d'expliquer clairement les différences de cycle existant pour une espèce donnée dans deux régions voisines (HADDOW, 1955). Etudiant le rythme de piqûre de deux moustiques, *Aedes vexans*, Meigen, 1830 et *Aedes trivittatus* Coquillett, 1902, WRIGHT et KNIGHT (1966) ont observé que pour chacune de ces espèces, il existait des températures et des humidités relatives pour lesquelles le nombre de piqûres était maximum.

L'influence du vent a été reconnue par de nombreux auteurs (in CLEMENTS, 1963, p. 251). Parmi ceux-ci, nous citerons WRIGHT et KNIGHT (1966) qui ont observé que l'activité des femelles d'*Ae. vexans* et *Ae. trivittatus* était interrompue, lorsque le vent atteignait des vitesses trop élevées.

La lumière lunaire, enfin, peut entraîner, de façon plus ou moins marquée, une augmentation du nombre de piqûres, comme l'ont observé WANG et CHANG (1957) chez *A. sinensis*, GILLIES et FURLONG (1964) chez *Anopheles parensis* Gillies, 1962 et CHANG *et al.* (1965) chez *C. tritaeniorhynchus*.

Des pluies importantes peuvent empêcher les femelles de se gorger (WANG et CHANG, 1957).

En conclusion, il apparaît que l'influence de la température et de l'humidité relative sur le cycle d'agressivité a été appréciée de façons diverses. Le rôle du vent et des précipitations a par contre été bien établi par les auteurs ayant étudié ce facteur : de fortes pluies ou des vents soufflant à des vitesses élevées diminuent, d'une façon générale l'activité des femelles. L'influence des variations de luminosité semble bien établie, de même que celle de la lumière lunaire, qui intensifie le rythme de piqûre de certaines espèces.

1.2.3. CYCLE D'AGRESSIVITÉ DE *C. p. fatigans*.

Au Kenya, VAN SOMEREN *et al.* (1959) ont étudié ce cycle en 3 sites différents d'un même lieu. A l'intérieur des habitations les récoltes les plus nombreuses ont été effectuées à 2 heures du matin, dans un enclos proche des habitations entre minuit et une heure du matin, loin des habitations entre 3 et 5 heures. Le cycle d'agressivité varie donc avec le site de capture. Au Kenya également, TEESDALE (1959) n'a pas observé de variations notables entre trois points de capture différents : à l'intérieur d'une habitation, à l'extérieur, d'une part au niveau du sol, d'autre part sur une plate-forme. Si le pic de la courbe établie au niveau du sol se situe à une heure plus tardive qu'à l'intérieur des habitations dans tous les cas, le maximum de captures a lieu après minuit. En Tanzanie, les récoltes les plus importantes ont été effectuées, ici aussi, après minuit, mais à la même heure (3 heures) à l'intérieur et à l'extérieur des habitations (SMITH, 1961).

A Bangkok, SASA *et al.* (1965) n'ont pas observé de différences notables entre les captures effectuées à l'intérieur et à l'extérieur des habitations, les femelles se gorgeant surtout entre 1 heure et 3 heures du matin.

Par contre, à Rangoon, les femelles piquant à l'extérieur prennent leur repas plus tôt (nombre maximum de piqûres vers 24 heures) que celles se nourrissant à l'intérieur des habitations (nombre maximum de piqûres vers 2 heures du matin) (DE MEILLON et SEBASTIAN, 1967).

Certains auteurs ont étudié ce cycle uniquement à l'extérieur ou à l'intérieur des habitations.

Ayant travaillé dans la première situation, LUMSDEN (1955) a observé que la plus grande période d'activité se situait entre 20 heures et 2 heures. De même à La Réunion, HAMON (1956) a effectué ses récoltes les plus nombreuses entre 19-20 heures et minuit, alors que dans la région de Bobo-Dioulasso, il ne signale pas de pic bien défini (1963).

Les observations de CHOW *et al.* (1959) effectuées uniquement à l'intérieur des habitations de Djakarta ont montré que les femelles de *C. p. fatigans* se gorgeaient essentiellement après minuit. A Ceylan SAMARAWICKREMA (1967) a obtenu des résultats analogues.

Tous les auteurs cités précédemment ont observé que les femelles de *C. p. fatigans* se gorgent durant la nuit, dans leur grande majorité.

L'allure des courbes traduisant les divers cycles d'agressivité en fonction des lieux de captures varie ensuite selon les auteurs et les régions.

Les uns (LUMSDEN, 1955 - HAMON, 1956 et 1963) n'observent pas de période d'activité maximum ou la situent en début de nuit.

Pour les autres, les femelles piquent essentiellement après minuit, les pics de la courbe d'activité se

situant à la même heure ou à des heures différentes, suivant que les captures ont été effectuées à l'intérieur ou à l'extérieur des habitations.

Des facteurs locaux peuvent évidemment expliquer ces résultats. Il faut en particulier noter qu'à La Réunion, où ont été effectuées certaines des observations de HAMON (1956), il y a au cours de la nuit une baisse très marquée de la température, qui doit, selon toutes vraisemblances, amener une baisse corrélative du nombre des moustiques prenant leur repas de sang. De plus, les observations de LUMSDEN (1955) et HAMON (1956 et 1963) portent sur un petit nombre d'individus, alors que les conclusions des autres auteurs sont basées sur des nombres élevés, en particulier dans le cas de SASA *et al.* (1965) et de DE MEILLON et SEBASTIAN (1967), même si leurs captures sont relativement peu nombreuses. Aussi, en concluons-nous que d'une manière générale *C. p. fatigans* a une activité essentiellement nocturne et que les femelles prennent leur repas de sang peu après minuit, aussi bien à l'intérieur qu'à l'extérieur des habitations.

Cependant, ce problème des cycles discordants sera à nouveau abordé à la fin de ce travail.

2. METHODES DE TRAVAIL.

Le rythme de piqûre horaire des femelles de *C. p. fatigans* a été étudié grâce à des captures effectuées dans 4 stations situées dans deux quartiers centraux de Bobo-Dioulasso. Une capture hebdomadaire avait lieu dans chacune de ces stations. Afin d'étudier les tendances endo-exophages de l'espèce et d'avoir un échantillonnage valable de la population culicidienne considérée dans son ensemble, nos captures avaient lieu à l'intérieur et à l'extérieur des habitations.

A chaque point de capture se trouvait une équipe de deux hommes qui travaillaient pendant 6 heures (de 18 heures à 24 heures et de 0 heure à 6 heures). Chaque équipe opérait alternativement pendant l'une ou l'autre de ces deux périodes. L'espèce se nourrissant essentiellement de nuit, il n'a pas été procédé à des récoltes diurnes sur appât humain. Chaque capteur était assis et récoltait dans des tubes de verre les moustiques se posant sur ses jambes qu'il laissait découvrir pendant toute la durée de la capture. Les observations de SELF *et al.* (1969) ont montré que la plupart des femelles de *C. p. fatigans* se nourrissant de sang sur des individus assis, piquaient précisément au-dessous du genoux. Le nombre de celles piquant sur d'autres parties du corps et ne pouvant de ce fait être récoltées, peut donc être considéré comme négligeable.

Des visites fréquentes aux différentes équipes permettaient de vérifier que le travail s'effectuait dans des conditions satisfaisantes.

La température extérieure et celle régnant dans l'habitation où avaient lieu les captures, étaient relevées lors de chaque récolte. La valeur de l'humidité relative avait été établie de façon moins fréquente.

En fin de capture, au lever du jour, les moustiques étaient transportés au laboratoire et disséqués. Les dissections intéressaient le plus grand nombre possible de moustiques. Lorsque les récoltes étaient trop abondantes, une fraction du total était seule disséquée, après prélèvement d'une certaine proportion d'individus dans chaque tranche horaire, ceci afin de tenir compte d'éventuelles variations de comportement liées à l'âge des femelles (CHAUVET *et al.* 1965). Ces dissections permettaient d'examiner le stade ovarien de chaque femelle et de déterminer son âge physiologique par examen du funicule de chaque ovariole selon la méthode de POLOVODOVA (*in* DETINOVA, p. 76) basée sur la présence ou l'absence de reliques de ponte. Chez les femelles pares, une distinction était établie entre les individus dont le funicule des ovarioles était distendu, en forme de sac, et ceux dont le funicule avait un aspect normal et présentait une ou plusieurs reliques de ponte.

Les observations effectuées dans les conditions précédemment décrites ont porté à deux reprises (1966 et 1967) sur les saisons suivantes : saison sèche, début de saison des pluies, saison des pluies, début de saison sèche. Elles n'ont intéressé qu'une seule saison froide (Décembre 1966, janvier-février 1967).

3. RESULTATS

Les données obtenues pour chacun des points de capture étaient comparables entre elles et ont donc été groupées dans l'exposé des différents aspects saisonniers du cycle d'agressivité. Elles sont le résultat de 297 nuits de capture.

3.1. Endophagie-exophagie

Le nombre de femelles piquant à l'intérieur des habitations est toujours plus élevé que le nombre de celles se gorgeant à l'extérieur (tabl. 1).

Le calcul des pourcentages de femelles récoltées dans ces deux situations, aux différentes saisons de l'année, montre que la tendance endophagie est légèrement plus marquée en saison froide qu'aux autres périodes de l'année ($\chi^2 = 10,943$ pour 4 degrés de liberté). Ce phénomène pourrait être mis en relation avec les températures extérieures relativement peu élevées qui caractérisent cette saison. Les femelles entreraient plus volontiers dans les habitations où la température est plus élevée qu'à l'extérieur et y prendraient leur repas de sang.

Nous avons cherché s'il existait une relation entre l'âge des femelles et ces tendances. Les divers calculs de χ^2 montrent qu'en début de saison sèche et en début de saison des pluies, la répartition des femelles

TABLEAU I. — Tendances endo-exophages de *C. p. fatigans* et influence de l'âge physiologique sur ces tendances

Saison où a été effectuée l'étude	Tendances endo-exophages (1)		Age physiologique des femelles capturées à l'intérieur et à l'extérieur des habitations (2)				
	Intérieur- rement	Extérieur- rement	Intérieur		Extérieur		χ^2
			N	P	N	P	
Saison sèche, chaude .	451 59,9	302 40,1	218 50,0	218 50,0	157 53,2	138 46,8	0,819
Début de saison des pluies	887 57,1	666 42,9	418 48,5	443 51,5	340 54,4	285 45,6	4,873
Saison des pluies	4 091 60,7	2 652 39,3	1 458 41,9	2 020 58,1	878 41,0	1 261 59,0	0,448
Début de saison sèche.	4 014 61,1	2 557 38,9	1 007 47,5	1 115 52,5	681 51,0	655 49,0	4,106
Saison sèche, froide .	1 022 62,4	617 37,6	450 48,4	479 51,6	288 51,1	276 48,9	0,922

N = nullipares

P = pares

(1) Les chiffres en italique indiquent les pourcentages de femelles capturées à l'intérieur et à l'extérieur des habitations pour chaque saison étudiée.

(2) Les chiffres en italique indiquent les pourcentages de femelles pares et nullipares récoltées, à chaque saison, soit à l'intérieur, soit à l'extérieur des habitations.

pares et nullipares à l'intérieur et à l'extérieur des habitations n'est pas homogène. Nous remarquerons que ce phénomène se situe à deux époques présentant des points communs (pluies assez rares, températures élevées) et assurant la transition entre la saison des pluies et les autres périodes de l'année, mais nous n'avons pu lui trouver d'explication valable.

3.2. Rythme de piqure

3.2.1. DESCRIPTION DU PHÉNOMÈNE

Les informations fournies par les captures effectuées durant nos observations ont été groupées suivant les saisons : saison chaude (mars-avril), début de saison des pluies (mai-juin), saison des pluies (juillet-août-septembre), début de la saison chaude (octobre-novembre) et saison froide (décembre-janvier-février).

Dans l'exposé de ces résultats d'ensemble, nous avons exclu les données recueillies les jours où de fortes pluies avaient empêché les captures à l'extérieur de se dérouler normalement. Il en a été de même pour

les données obtenues les jours de grand vent, le cycle étant alors considérablement modifié. Ces résultats feront l'objet d'un chapitre particulier dans lequel nous traiterons de l'influence de ces deux facteurs.

Les divers aspects du cycle d'agressivité aux différentes saisons de l'année ont été représentés sur les graphiques des figures 1 et 2. Afin de mieux faire ressortir les points de ressemblances et de différences entre ces cycles, nous avons porté en ordonnée les pourcentages de piqures observés à chacune des heures de la nuit.

La comparaison des cycles obtenus aux différentes saisons, tant à l'intérieur qu'à l'extérieur des habitations, n'a pas fait apparaître de différence entre la saison chaude et le début de la saison des pluies. Aussi, les résultats relatifs à ces deux périodes ont-ils été regroupés sur les graphiques de la figure 1.

Une analyse par un test de χ^2 des résultats relatifs aux autres saisons a fait apparaître des différences significatives entre les divers cycles qui sont donc représentés, chacun séparément. Dans tous les cas, cependant, les courbes traduisant les variations horaires du cycle d'agressivité présentent une forme voisine. Le nombre de piqures augmente régulièrement depuis le début de la nuit jusqu'à 1 ou 2 heures du matin, où il passe par un pic plus ou moins marqué. Il décroît ensuite régulièrement jusqu'au lever du jour.

La comparaison entre les cycles obtenus à l'intérieur et à l'extérieur des habitations, à chaque saison de l'année, ne fait apparaître de différences ni en saison sèche-début de saison des pluies, ni en début de saison sèche. Ces cycles sont par contre différents en saison des pluies ($\chi^2 = 28,816$ pour 11 degrés de liberté) et en saison froide ($\chi^2 = 26,718$ pour 11 degrés de liberté).

Dans notre revue bibliographique, nous avons mentionné que le rythme de piqure des insectes hématophages pouvait dépendre de différents facteurs (âge des femelles, facteurs climatiques). Nous allons examiner dans les chapitres suivants dans quelle mesure de tels facteurs influent sur le cycle d'agressivité des femelles de *C. p. fatigans*.

3.2.2. INFLUENCE DE L'ÂGE SUR LE CYCLE D'AGRESSIVITÉ DES FEMELLES DE *C. p. fatigans*

Afin de disposer de chiffres plus élevés et d'éliminer des variations horaires d'âge physiologique, dues au hasard, nous avons groupé nos captures horaires par tranches de 3 heures (18-21 h, 21-24 h, 0-3 h, 3-6 h).

Il n'a pas été observé de différence entre le cycle d'agressivité des femelles pares et celui des nullipares, exception faite de la saison des pluies, où des différences significatives ont été relevées aux différentes tranches horaires (tabl. 2). En effet, à cette période, les

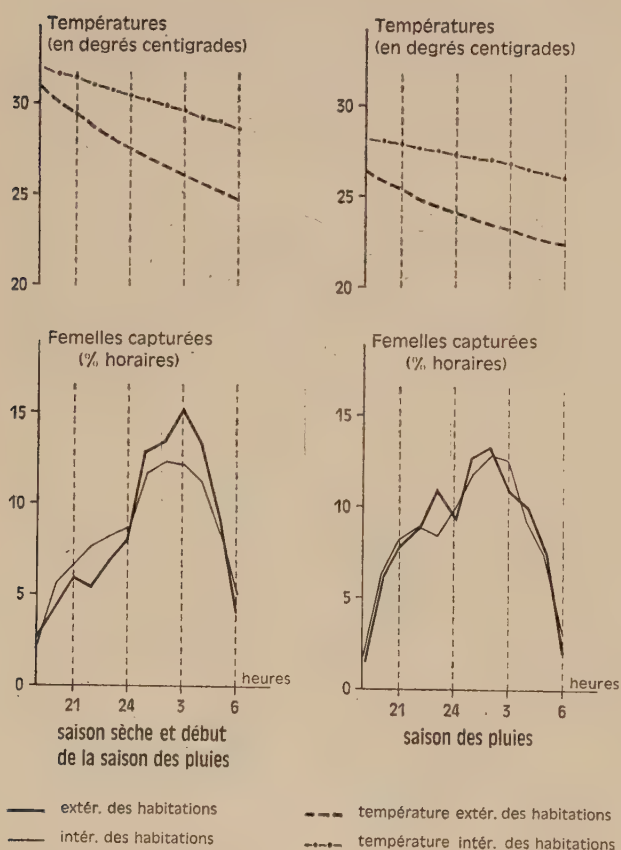


FIG. 1. — Cycle d'agressivité des femelles de *C. p. fatigans* en saison sèche et début de la saison des pluies, et en saison des pluies.

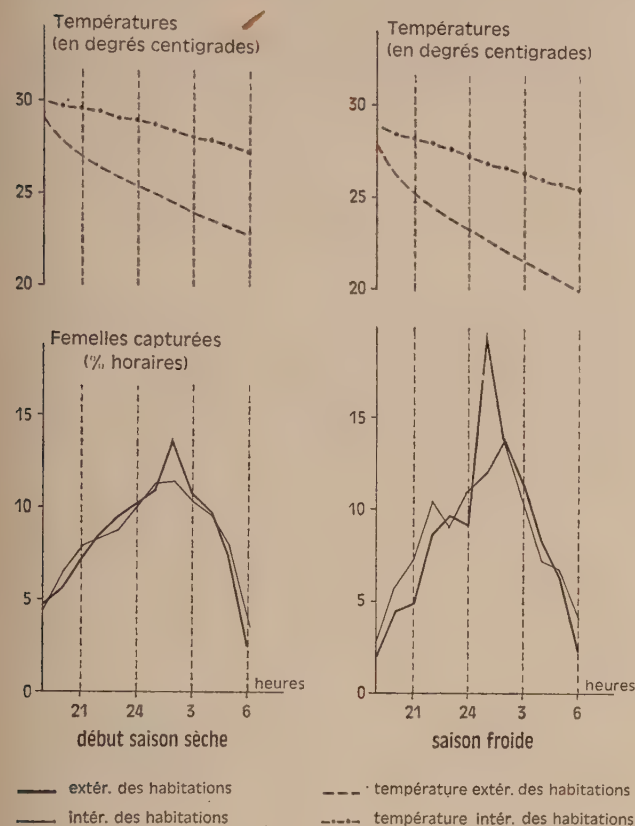


FIG. 2. — Cycle d'agressivité des femelles de *C. p. fatigans* en début de saison sèche et en saison froide.

femelles paires capturées à l'intérieur des habitations, sont significativement plus nombreuses en début et en fin de nuit ($\chi^2 = 14,652$ pour 3 degrés de liberté).

Ce comportement particulier de cette catégorie d'individus peut être mis en relation avec le rythme de ponte et la prise du repas sanguin qui suit cette oviposition. D'une manière générale, en effet, les femelles de *C. p. fatigans* déposent leurs œufs en début et en fin de nuit (de MEILLON *et al.*, 1967 - SUBRA, 1971). En saison des pluies certaines des femelles qui ont pondu à la tombée de la nuit se gorgent quelques heures plus tard. La dissection des ovaires de tels individus montre que le funicule des ovarioles est distendu et a la forme d'un sac.

Très peu de femelles paires récoltées en début de nuit présentent de tels sacs qui se rencontrent surtout chez celles capturées après minuit. Ceci nous amène donc à conclure que les deux excédents de femelles paires observés en saison des pluies à l'intérieur des habitations correspondent à deux catégories de moustiques ayant déposé leurs œufs à des périodes différentes :

— les femelles ayant pondu au lever du jour se gorgent au début de la nuit suivante,

— celles ayant pondu à la tombée de la nuit prennent leur repas dans les heures suivantes, en fin de nuit.

TABLEAU II. — Influence de l'âge physiologique sur le cycle agressivité des femelles de *C. p. fatigans* piquant à l'intérieur des habitations durant la saison des pluies

Périodes de récolte	Nullipares		Paires		Total
	Nombres récoltés	Pourcentages	Nombres récoltés	Pourcentages	
18-21 h	208	37,6	345	62,4	553
21-24 h	392	43,1	517	56,9	909
0 h-3 h	589	45,03	719	54,97	1 308
3-6 h	269	38,0	439	62,0	708

Ces deux excédents de femelles paires n'apparaissent pas dans les captures effectuées à l'extérieur des habitations. Ce phénomène peut s'expliquer, à notre avis, par le fait que les femelles présentant les sacs folliculaires décrits précédemment sont significativement moins nombreuses à l'extérieur des habitations (124 individus présentant des sacs sur un total de 1015 femelles paires à l'extérieur des habitations, contre 253, sur un total de 1564 à l'intérieur ; $\chi^2 = 7,502$ pour un degré de liberté). Les femelles venant de pondre manifesteraient donc une tendance endophile plus marquée que les autres individus. Nous pensons que là réside une des causes de la différence existant entre les deux cycles, à l'intérieur et à l'extérieur des habitations, et que nous avons déjà signalée.

L'absence de différence aux autres saisons entre les femelles paires et nullipares peut s'expliquer par le fait que le repas de sang n'étant pas pris immédiatement après la ponte, la répartition des femelles paires au cours de la nuit s'effectue de manière homogène.

3.2.3. INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES SUR LE CYCLE D'AGRESSIVITÉ

Les températures horaires moyennes relevées à chaque saison ont été reportées sur les divers graphiques traduisant les rythmes de piqure des femelles. Les températures de saison sèche et de début de saison des pluies étant très voisines ont été regroupées. Deux constatations peuvent être tirées de l'examen de ces températures moyennes :

— les variations de température sont relativement faibles au cours de la nuit, surtout à l'intérieur des

habitations, et sont sans corrélation avec les variations du rythme de piqûre.

— il ne semble pas y avoir correspondance entre le pic du cycle d'agressivité et une température déterminée.

La température ne semble donc pas jouer ici un rôle majeur. Cependant les pics les plus marqués s'observent en saison froide, lorsque les températures minimums sont les plus basses. A cette époque, les femelles semblent se gorger normalement, mais le nombre de celles piquant à ces températures est plus limité qu'aux autres saisons, ce qui pourrait expliquer, d'une part que ces pics soient plus marqués qu'aux autres périodes, d'autre part que les cycles obtenus à l'intérieur et à l'extérieur des habitations soient significativement différents, l'écart entre les températures intérieures et extérieures étant alors le plus important.

L'humidité relative, pratiquement constante durant la saison des pluies ne semble pas modifier de manière notable le cycle d'agressivité. Par ailleurs il n'a pas été mis en évidence de relations entre les variations nocturnes de ce facteur et le rythme de piqûre durant la saison sèche. L'humidité relative ne semble donc pas influencer de façon sensible sur le cycle d'agressivité des femelles de *C. p. fatigans*.

3.2.4. INFLUENCE DE LA PLUIE ET DU VENT

Le rôle de la pluie à l'extérieur des habitations n'a pas été étudié car les captures étaient interrompues lorsque les précipitations devenaient trop abondantes.

Par contre son influence est perceptible sur le cycle d'agressivité établi à l'intérieur des habitations : les fortes chutes de pluie s'accompagnent en effet d'une forte baisse des captures quelle que soit l'heure de récolte. Les observations de SUBRA (1970) sur le rythme d'entrée des femelles dans les habitations ont montré que ce rythme concordait approximativement avec le cycle d'agressivité. Il ne s'écoule donc pas de grands délais entre le moment où les femelles pénètrent dans les habitations et celui où elles prennent leur repas de sang. En période de pluie, les femelles ne quittent pas leurs abris ou ne peuvent atteindre les habitations où elles se gorgent normalement, et dans le même temps s'observe la diminution déjà mentionnée du nombre de piqûres.

L'influence du vent est surtout sensible à l'extérieur des habitations. Les captures deviennent peu importantes ou même nulles lorsque soufflent des vents assez violents.

A l'intérieur des habitations, les captures peuvent diminuer de façon parfois considérable, mais elles ne sont pas interrompues. Le vent empêche donc les femelles de se gorger à l'extérieur des habitations, mais

il n'arrête pas les déplacements de certaines d'entre elles vers ces habitations où elles peuvent se nourrir, l'influence de ce facteur étant alors beaucoup moins perceptible.

4. DISCUSSION ET CONCLUSIONS

La tendance entrophage des femelles de *C. p. fatigans* de Bobo-Dioulasso est constante pendant toute l'année, mais plus marquée durant la saison froide. Elle a été signalée par d'autres auteurs, comme nous l'avons déjà mentionné, à l'exception de DE MEILLON et SEBASTIAN (1967) dont les observations limitées à une courte période de l'année, ne donnent peut-être pas une vue d'ensemble du phénomène.

Les courbes traduisant les variations horaires du cycle d'agressivité aux diverses saisons de l'année présentent des différences significatives comme l'ont montré nos calculs de χ^2 . Quelle est l'importance de telles différences ? Elles indiquent seulement que ces courbes ne sont pas superposables par suite de certains écarts enregistrés en des points particuliers. L'aspect d'ensemble de ces courbes demeure cependant voisin aux différentes saisons de l'année, comme le montrent, d'une part nos graphiques, d'autre part le calcul du coefficient de corrélation des rangs de Spearman. Les cycles relevés à l'intérieur des habitations ont été comparés deux à deux. Il en a été de même pour ceux obtenus à l'extérieur. Ce calcul destiné à tester l'indépendance des classements des points sur chacune des deux courbes comparées, a montré que ce coefficient était dans tous les cas hautement significatif, ce qui reflète donc l'étroite parenté de forme de ces courbes, malgré les différences locales mises en évidence pour les calculs de χ^2 .

Donc dans le cas de *C. p. fatigans*, à Bobo-Dioulasso, le rythme de piqûre diffère assez peu quelle que soit la saison et le lieu où est pris le repas de sang.

Ceci nous amène d'ailleurs à estimer que le rôle de plusieurs des facteurs examinés au cours de cette étude est secondaire.

Nous avons signalé qu'à l'intérieur des habitations, en saison des pluies, la répartition des femelles pares, aux différentes heures de la nuit n'était pas homogène. Cependant l'écart entre les deux pourcentages extrêmes de femelles pares n'est que de 6,4 %, ce qui explique sans doute que la courbe d'agressivité ne soit pas modifiée de façon importante. HAMON *et al.* (1964) ont également noté que la fréquence relative des femelles jeunes et âgées n'influence guère la forme du cycle d'agressivité de *A. funestus*.

Des températures basses peuvent empêcher les femelles de moustiques de se gorger, mais ce n'est pas

le cas de *C. p. fatigans* à Bobo-Dioulasso. Les températures relevées au cours de nos observations étaient suffisamment élevées pour que ce facteur ne joue pas ici un rôle essentiel. Tout au plus observe-t-on une relation entre les températures les moins élevées enregistrées en saison froide, et les pics les plus marqués des cycles d'agressivité durant cette période, comme l'avaient noté MURPHY et DARSIE (1962) chez *C. salinarius*.

Le vent et la pluie jouent tous deux un rôle important mais épisodique.

Nous estimons donc qu'à Bobo-Dioulasso, le cycle d'agressivité de *C. p. fatigans* demeure essentiellement sous la dépendance de facteurs endogènes propres à l'espèce. Le début et la fin de ce cycle coïncident avec des variations lumineuses intenses. A Bobo-Dioulasso, où la durée du jour demeure pratiquement constante d'un mois à l'autre, ces variations se produisent sensiblement à la même heure. Si elles interviennent dans le déclenchement du cycle, leur apparition à heure à peu près fixe explique sans doute en partie que l'aspect du cycle diffère peu au cours des différentes saisons de l'année.

L'origine endogène du cycle d'agressivité a été également avancée par HAMON *et al.* (1964) à propos de *A. gambiae* s.l. et *A. funestus*.

Ceci expliquerait d'ailleurs que la plupart des auteurs ayant étudié ce rythme de piqure ont fait des observations assez comparables aux nôtres (VAN SOMEREN *et al.*, 1958 ; SMITH, 1961 ; SASA *et al.*, 1965 ; DE MEILLON et SEBASTIAN, 1967). Les travaux de HAMON (1963) et LUMSDEN (1955) ont donné des résultats différents, mais il semble nécessaire de noter que les observations de ces auteurs ont été effectuées hors des habitations, alors que *C. p. fatigans* manifeste dans la plupart des cas des tendances endophiles. De plus, elles ont été conduites dans un milieu qui n'est pas celui où vit ordinairement l'insecte : loin des habitations (LUMSDEN, 1955), et en dehors des zones urbaines (HAMON, 1963) ce qui pourrait à notre avis influencer considérablement sur le rythme de piqure de l'espèce.

Dans tous les cas, cependant, *C. p. fatigans* est une espèce qui se gorge durant la nuit. Son cycle d'activité correspond donc à celui des microfilaires de *W. bancrofti*. En Afrique de l'Ouest, le rôle vecteur de l'espèce n'a pas été prouvé jusqu'à présent, bien que *W. bancrofti* y existe sous sa forme périodique, transmise par *A. gambiae* et *A. funestus* (BRENGUES *et al.*, 1968). Cependant, les tendances endophages de *C. p. fatigans*, qui accentuent le contact homme-vecteur, et la concordance des rythmes de piqure et d'activité du parasite, nous amènent à conclure que, de ces deux points de vue, ce moustique peut être considéré, à Bobo-Dioulasso, comme un vecteur potentiel important de la filariose de Bancroft.

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements aux personnes qui nous ont apporté leur aide au cours de la réalisation de ce travail : M. le Professeur BERGERARD, M. J. DEJARDIN, M. le Professeur GRENIER, M. J. HAMON, M. R. LE BERRE et M. J. MOUCHET. Nous remercions également MM. R. ACCROMBESSI et V. K. OUEDRAOGO pour leur aide technique, ainsi que M^{me} RAZAFINDRASOLO qui a exécuté les figures de cet article.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 9 juin 1972.

BIBLIOGRAPHIE (1)

- BATES (M.), 1949. — The natural history of mosquitoes. The Macmillan company, New York, 379 p.
- BRENGUES (J.) *et al.*, 1968. — La transmission de *Wuchereria bancrofti* Cobbold en Afrique occidentale. Etude préliminaire d'un foyer de savane nord-guinéenne. *Bull. Org. mond. Santé*, **38**, 595-608.
- CAVALIE (Ph.) et MOUCHET (J.), 1961. — Les campagnes expérimentales d'éradication du paludisme dans le nord de la République du Cameroun. I. Les vecteurs et l'épidémiologie du paludisme dans le Nord-Cameroun. *Méd. trop.*, **21**, 847-870.
- * CHANG (Tao-Yi) *et al.*, 1965. — All-night outdoor observations on the biting activity of *Culex tritaeniorhynchus* in the Hsuechow area, Kiangsu Province. *Acta ent. sin.*, **14**, 552-558.
- CHAUVEY (G.), COZ (J.) et GRENIER (P.), 1965. — Relations entre l'âge physiologique et le comportement des moustiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd.*, **3-4**, 103-109.
- CHOW (C. Y.) *et al.*, 1959. — The vector of filariasis in Djakarta and its bionomics. *Bull. Org. mond. Santé*, **20**, 667-676.
- CORBET (P. S.), 1962. — The age-composition of biting mosquito populations according to time and level : a further study. *Bull. ent. Res.*, **43**, 409-416.
- Coz (J.), 1964. — Etude des variations de l'âge physiologique d'*A. gambiae* et *A. mascarensis*, De Meillon, au cours de captures de nuit. *Bull. Soc. Path. exot.*, **57**, 619-626.
- Coz (J.) et HAMON (J.), 1964. — Le complexe *Anopheles gambiae* en Afrique Occidentale. *Riv. malariol.*, **43**, 233-244.
- DETINOVA (T. S.), 1963. — Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge les Diptères présentant

(1) Les références marquées d'un astérisque (*) n'ont pas été consultées dans le texte original, mais d'après une analyse en langue anglaise.

- une importance médicale. *Org. mond. Santé, sér. monographies*, **47**, 220 p.
- GILLIES (M. T.), 1957. — Age-groups and the biting cycle in *Anopheles gambiae*. A preliminary investigation. *Bull. ent. Res.*, **48**, 553-559.
- GILLIES (M. T.) and FURLONG (M.), 1964. — An investigation into the behaviour of *Anopheles parensis* Gillies at Malindi on the Kenya coast. *Bull. ent. Res.*, **55**, 1-16.
- HADDOW (A. J.), 1945. — The mosquitoes of Bwamba County, Uganda. II. Biting activity with special reference to the influence of microclimate. *Bull. ent. Res.*, **36**, 33-73.
- HADDOW (A. J.), 1955. — Observations on the biting-habits of african mosquitoes in the genus *Eretmapodites* Theobald. *Bull. ent. Res.*, **46**, 761-772.
- HAMON (J.), 1956. — Seconde note sur la biologie des moustiques de l'île de la Réunion. *Ann. Parasit. hum. comp.*, **31**, 598-606.
- HAMON (J.), 1963. — Les moustiques anthropophiles de la région de Bobo-Dioulasso (République de Haute-Volta). Cycles d'agressivité et variations saisonnières. *Ann. Soc. ent. France*, **132**, 85-144.
- HAMON (J.), DEDEWANOU (B.) et EYRAUD (M.), 1962. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone forestière africaine, la région de Man, République de Côte d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.*, **24** A, 854-879.
- HAMON (J.) *et al.*, 1964. — Age physiologique et cycle d'agressivité chez *Anopheles gambiae* Giles et *A. funestus* Giles dans la région de Bobo-Dioulasso (Haute Volta). *Bull. Soc. ent. France*, **69**, 110-121.
- HAMON (J.) *et al.*, 1965. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de steppe boisée, la région de Dori (République de Haute Volta). *Bull. I.F.A.N.*, **27** A, 1115-1150.
- HAMON (J.) *et al.*, 1967. — *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, *Wuchereria bancrofti* Cobbold, et le développement de l'Afrique tropicale. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 217-237.
- KETTLE (D. S.) and LINLEY (J. R.), 1967. — The biting habits of *Leptoconops bequaerti*. II. Effect of meteorological conditions on biting activity ; 24 hour and seasonal cycles. *J. appl. Ecol.*, **4**, 397-420.
- LACOUR (P.), 1937. — Etude biologique de la race rurale de *Culex pipiens* L. Thèse, Clermont-Ferrand, 119 p.
- LE BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). *Mémoires O.R.S.T.O.M., Paris*, **17**, 204 p.
- LIVADAS (G.) *et al.*, 1958. — Peut-on envisager l'éradication du paludisme dans la région forestière du Sud Cameroun ? *Riv. Malariol.*, **37**, 229-256.
- LUMSDEN (W. H. R.), 1955. — Entomological studies, relating to yellow fever epidemiology, at Gede and Taveta, Kenya. *Bull. ent. Res.*, **46**, 149-183.
- MATTINGLY (P. F.), 1969. — The biology of mosquito-borne disease. *The Sciences of biology series*, **1**, George Allen and Unwin Ltd., London.
- MEILLON (B. DE) and SEBASTIAN (A.), 1967. — The biting cycle of *Culex pipiens fatigans* on man in Rangoon, Burma, and the microfilarial periodicity. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 174-176.
- MEILLON (B. DE), SEBASTIAN (A.) and KAHN (Z. H.), 1967. — Time of arrival of gravid *Culex pipiens fatigans* at an oviposition site, the oviposition cycle and the relationship between time of feeding and time of oviposition. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 39-46.
- MOUCHET (J.) et GARIOU (J.), 1957. — Exophilie et exophagie d'*Anopheles gambiae* Giles 1902, dans le Sud Cameroun. *Bull. Soc. Path. exot.*, **50**, 446-461.
- MURPHEY (F. J.) and DARSIE (R. F.), 1962. — Studies on the bionomics of *Culex salinarius* Coquillett. I. Observations on the crepuscular and nocturnal activities of adult females. *Mosquito News*, **22**, 162-171.
- SAMARAWICKREMA (W. A.), 1967. — A study of the age-composition of natural populations of *Culex pipiens fatigans* Wiedemann in relation to the transmission of filariasis due to *Wuchereria bancrofti* (Cobbold) in Ceylon. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 117-137.
- SAMARAWICKREMA (W. A.), 1968. — Biting cycles and parity of the mosquito *Mansonia (Mansonioides) uniformis* (Theo.) in Ceylon. *Bull. ent. Res.*, **58**, 299-314.
- SASA (M.), KURIHARA (T.) and HARINASUTA (C.), 1965. — Studies on mosquitoes and their natural enemies in Bangkok. Part. I. Observations on the bionomics of *Culex pipiens fatigans* Wiedemann. *Japan. J. exp. Med.*, **35**, 23-49.
- SELF (L. S.), ABDULCADER (M. H. M.) and TUN (M. M.), 1969. — Preferred biting sites of *Culex pipiens fatigans* on adult burmese males. *Bull. Org. mond. Santé*, **40**, 324-327.
- SMITH (A.), 1961. — Observations on the man-biting habits of some mosquitoes in the South Pare Area of Tanganyika. *East afr. med. J.*, **38**, 246.
- SUBRA (R.), 1970. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne

- ouest-africaine. Lieux de repos des adultes. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **8**, 353-376.
- SUBRA (R.), 1971 *b.* — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Rythme de ponte et facteurs conditionnant l'oviposition. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **9**, 3, 317-332.
- SUBRA (R.), 1972. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Longévité et déplacements d'adultes marqués avec des poudres fluorescentes. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **10**, 1, 3-36.
- TEESDALE (C.), 1959. — Observations on the mosquito fauna of Mombasa. *Bull. ent. Res.*, **50**, 191-208.
- VAN SOMEREN (E. C. C.), HEISCH (R. B.) and FURLONG (M.), 1958. — Observations on the behaviour of some mosquitoes of the Kenya Coast. *Bull. ent. Res.*, **49**, 643-660.
- * WANG (Hsing-hsiang) and CHANG (Chum), 1957. — The outdoor nocturnal biting activity of *Anopheles hyrcanus* var. *sinensis* in relation to the factors of temperature, humidity, light and rain. (En chinois). *Acta ent. sin.*, **7**, 473-480.
- WRIGHT (R. E.) and KNIGHT (K. L.), 1966. — Effect of environmental factors on biting activity of *Aedes vexans* (Meigen) and *Aedes trivittatus* (Coquillett). *Mosquito News*, **26**, 565-578.

Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans*
Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine
de savane soudanienne ouest-africaine
Rythme de ponte et facteurs conditionnant l'oviposition.*

par

R. SUBRA **

RÉSUMÉ

Dans la nature, les femelles de C. p. fatigans pondent essentiellement en début et en fin de nuit. Comme l'ont montré divers auteurs pour d'autres espèces de moustiques, ce rythme est surtout conditionné par les variations de luminosité, mais aussi par l'heure de la prise du repas de sang.

L'attractivité des divers gîtes potentiels de la ville de Bobo-Dioulasso a été testée dans la nature. Les eaux contenues dans les puisards sont, de loin, les plus attractives. Des variations saisonnières de l'attractivité de certains puisards ont également été observées. Elles pourraient être dues à une plus grande volatilité des éléments attractifs durant la saison sèche, lorsque la température des gîtes est la plus élevée.

La structure des gîtes est également un des facteurs conditionnant l'oviposition. Les gîtes, dont les eaux sont situées au-dessous du niveau du sol, recueillent un plus grand nombre de pontes que ceux dont les eaux sont proches de ce niveau. Le degré d'obstruction de l'ouverture des puisards peut également jouer un rôle important dans le choix des femelles gravides qui pondent de préférence dans les gîtes à orifice découvert.

D'une manière générale, il apparaît que les gîtes les plus attractifs sont ceux qui offrent les conditions de milieu les plus favorables au développement des larves de C. p. fatigans. Ceci pourrait donc expliquer, au moins en partie, la pullulation de cette espèce dans les zones urbaines d'Afrique de l'Ouest.

* Ce sujet a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat qui a été soutenue le 30 juin 1971 à la Faculté des Sciences d'Orsay. Jury : MM. Possompes, Bergerard, R. Le Berre.

** Entomologiste médical, Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive, B.P. 434, (Madagascar).

ABSTRACT.

In nature, the females of C. p. fatigans lay essentially during the initial and final parts of the nights. As several authors have already shown for other species of mosquitoes, this rate of laying is mainly influenced by brightness variations, but also by the time of blood-meal taking.

The attractiveness of different potential covers in the town of Bobo-Dioulasso has been tested in nature. Waters from drain-tanks are by far the most attractive ones. Seasonal variations of the attractiveness of some drain-tanks have also been observed. They might be due to a higher volatility of attractive elements during the dry season, when the temperatures of covers are the highest.

The structure of covers is also one of the factors influencing oviposition. The covers containing waters located under the ground level, receive more eggs than those with waters lying near this same level. The proportion of obstruction of the drain-tank openings can also play an important part in the choice made by gravid females, which lay preferably in covers with a free opening.

INTRODUCTION

L'oviposition est, dans la vie des insectes, un acte extrêmement important qui leur permet d'assurer leur descendance. Elle apporte à l'entomologiste de précieux éléments d'information quant aux relations existant entre l'animal et le milieu, et BATES (1949, p. 82) a pu écrire à propos des moustiques : « The study of the behaviour of the ovipositing female would seem to be basic to an understanding of the environmental relationships of a particular species... » En outre, le choix des lieux de ponte, par les conditions de milieu qu'il offrira aux jeunes larves venant d'éclore, influera pour une bonne part sur la dynamique des populations préimaginales et par conséquent sur celle des adultes. En effet, dans le cas de *C. p. fatigans* un petit nombre d'individus seulement, pourra se développer à partir d'œufs pondus sur des eaux de surface réduite, pauvres en matières nutritives. Des eaux offrant des conditions de milieu plus favorables, assureront au contraire un meilleur rendement.

Dans le présent travail, après une assez brève étude du rythme de ponte lui-même, nous nous attacherons à déterminer les facteurs tant physiques que chimiques qui, dans une ville de savane ouest-africaine, conditionnent le choix des lieux de ponte chez *C. p. fatigans*, principal moustique des zones urbaines d'Afrique de l'Ouest.

1. RAPPELS BIBLIOGRAPHIQUES

1.1. Rythme d'oviposition.

1.1.1. OBSERVATIONS EFFECTUÉES DANS LA NATURE.

Comme le note CORBET en 1963, assez peu d'auteurs ont étudié le rythme de ponte quotidien des moustiques, dans la nature. Depuis, outre les observations de CORBET lui-même (*op. cit.*) portant essentiellement sur deux espèces d'*Aedes* (*Aedes africanus* Theobald, 1901, et *Aedes apicoargenteus* Theobald, 1910), nous avons surtout relevé un travail de DE MEILLON *et al.* (1967) sur *C. p. fatigans*.

CORBET (*op. cit.*) a étudié le cycle d'oviposition des deux espèces d'*Aedes* en relevant, à intervalles réguliers, le nombre d'œufs déposés par des femelles dans des tubes de bambous utilisés comme lieux de ponte. Il a pu observer que, pour une espèce donnée, ce rythme pouvait varier avec l'environnement ou la saison. Dans certains cas, les expériences de laboratoire peuvent confirmer les observations de terrain; dans d'autres cas, elles peuvent apporter des résultats contraires.

A Rangoon, DE MEILLON *et al.* (1967) ont observé que des vents violents, ou des pluies pouvaient perturber le rythme de ponte de *C. p. fatigans*, mais qu'en leur absence, il existait deux périodes d'oviposition marquées, au coucher et au lever du soleil, correspondant d'ailleurs aux deux périodes d'arrivée maximum des femelles gravides sur les gîtes. Un phénomène à peu près semblable a été décrit par ODA (1967) chez *Culex pipiens pallens* Coquillett, 1898, dont les femelles déposent leurs pontes en début de nuit et, à un degré moindre, au lever du jour, ce qui, selon l'auteur, tendrait à prouver que cette activité est en partie contrôlée par l'influence de la lumière.

1.1.2. OBSERVATIONS DE LABORATOIRE.

HADDOW et GILLETT ont consacré en 1957 un premier travail à ce sujet chez *Aedes aegypti* Linné, 1762. En utilisant des moustiques d'élevage, exposés aux fluctuations normales de la lumière du jour, ils ont pu observer un cycle de ponte comportant un pic dans l'après-midi. En lumière continue, la ponte devient apériodique et en inversant les heures du jour et de la nuit, ce cycle est lui-même inversé. La lumière semble donc être le principal facteur conditionnant l'oviposition. Reprenant leurs expérimentations sur cette espèce, en 1961, ces mêmes auteurs et CORBET arrivent à la conclusion qu'il existe chez les femelles des périodes alternées, au cours desquelles elles sont sensibles ou non à un stimulus et que le cycle de ponte est sous la dépendance d'un contrôle hormonal.

Etudiant le rythme de ponte d'*Anopheles gambiae* s.l., sur des périodes de 24 heures, HADDOW et SSENKUBUGE (1962) ont observé que ce moustique pondait la nuit, le maximum d'œufs étant déposé dans l'heure qui suivait le coucher du soleil.

1.2. Facteurs conditionnant l'oviposition.

1.2.1. FACTEURS PHYSIQUES ET CHIMIQUES.

1.2.1.1. Cas de diverses espèces de moustiques.

Ces facteurs ont retenu l'attention de très nombreux auteurs. MUIRHEAD-THOMSON (*in* CLEMENTS, 1963, p. 305 et suivantes) a étudié ainsi l'action de l'ombre et de la lumière, celle de la température de l'eau et de sa composition sur le choix des lieux de pontes par les femelles d'*Anopheles minimus* Theobald, 1901. Une revue bibliographique de cette question a été faite par BATES (1949, p. 95 et suivantes). Elle a été reprise et complétée par CLEMENTS (1963, p. 303 et suivantes). La vapeur d'eau, le pouvoir réfléchissant, la vision, le contact et la température de l'eau jouent un rôle dans l'oviposition. Les matières organiques présentes dans l'eau des gîtes sont un élément déterminant dans le choix des lieux de ponte par les femelles de moustiques.

Les solutions salées peuvent également avoir un pouvoir attractif, variable d'ailleurs en fonction de l'espèce et du genre considérés (WALLIS, 1954), mais il est aussi des cas où la salinité peut être un facteur beaucoup plus répulsif qu'attractif dans la recherche de gîtes de ponte appropriés (PETERSEN, 1969).

Au laboratoire, les eaux diversement colorées se montrent plus attractives pour les femelles gravides de *Culex tritaeniorhynchus* Giles, 1901, que des eaux limpides (FIELD et MATSUI, 1965). Ces femelles ne réagiraient d'ailleurs pas à la couleur de l'eau, mais plutôt à ce que ces deux auteurs appellent son degré « d'obscurité » (« darkness degree »).

FAY et PERRIS (1965) ont pu observer que les femelles gravides d'*Ae. aegypti* étaient influencées dans leur choix par la nature du substrat tapissant les récipients de ponte. Ils ont également montré que diverses solutions (de benzoate de sodium notamment) ou certains esters organiques, tels le méthyl butyrate, avaient un grand pouvoir attractif. C'est en se basant sur de telles données que FAY et ELIASON (1966) ont d'ailleurs mis au point une méthode de surveillance de ce moustique dans les zones où a été entreprise son éradication. Reprenant l'étude de ces diverses substances, PERRY et FAY (1967)

ont observé que les différences de pouvoir attractif de produits de séries homologues étaient plus marquées lorsqu'ils étaient utilisés à l'état de solution plutôt qu'à celui de vapeur.

Certaines substances d'origine protéinique, isolées d'infusions de paille, ont également un pouvoir attractif sur les femelles gravides de *Culex salinaris* Coquillett, 1904 (MURPHY et BURBUTIS, 1967).

Au laboratoire, la présence de formes préimaginales dans une collection d'eau peut également avoir un effet attractif sur les femelles gravides de la même espèce. *Ae. aegypti* montre une préférence marquée, dans le choix de ses lieux de ponte, pour les eaux renfermant des stades préimaginaux de sa propre espèce. Cette préférence serait due à l'action d'un facteur chimique spécifique, sans effet sur les femelles d'autres espèces (SOMAN et REUBEN, 1970).

1.2.1.2. Cas des moustiques du complexe *Culex pipiens*.

En 1905 déjà, GOELDI observait que les eaux putrides attiraient les femelles gravides de *C. p. fatigans* qui y déposaient leurs œufs en grand nombre. De même, LACOUR (1937) obtenait de nombreuses pontes de *Culex pipiens* Linné, 1750, dans du purin frais, dégageant une odeur forte et caractéristique, alors qu'aucune femelle ne pondait sur l'eau pure.

Divers auteurs, ici aussi, se sont intéressés au pouvoir attractif de certaines substances chimiques (GJULLIN, 1961), de diverses variétés de nourritures larvaires (HIRAKOSO, 1964) et de bactéries isolées à partir d'infusions de foin (HAZARD *et al.*, 1967).

Une attention particulière doit être accordée aux travaux qui ont abouti à la distinction de deux sortes de facteurs, les uns attractifs, les autres stimulants. IKESHOJI (1965) a d'abord montré l'existence d'un facteur attractif dans les eaux provenant d'un gîte à *C. p. fatigans*. Puis il a trouvé que ces eaux avaient un effet stimulant sur les femelles gravides de cette espèce, en utilisant une technique d'oviposition forcée (IKESHOJI, 1966).

HUDSON et McLINTOCK (1967) ont montré que des substances non volatiles, stimulantes pour les femelles de *Culex tarsalis* Coquillett, 1896 et *C. pipiens* étaient présentes dans des eaux ayant renfermé des nymphes ou des exuvies de l'espèce correspondante. La formation de telles substances stimulantes peut être aussi sans relation avec la présence de formes préimaginales et être due, par exemple, à l'action de bactéries présentes dans certains gîtes, comme l'ont montré IKESHOJI *et al.* (1967). Certains composés chimiques ont d'ailleurs une action aussi efficace et ces auteurs ont pu observer que ces stimulants étaient détectables les uns par le proboscis seulement, les autres par le proboscis et les tarses.

IKESHOJI (1968), a séparé par chromatographie gazeuse 4 composés attractifs, à de très faibles doses, pour les femelles de *C. p. fatigans* et de *C. p. pallens*, mais non pour celles d'*Ae. aegypti*. Il a également observé qu'au Japon, à Yokohama, deux de ces composés étaient présents seulement dans les eaux d'été, lorsque *C. p. pallens* abonde le plus. Il s'agit là d'un point important sur lequel il nous sera donné de revenir ultérieurement.

Enfin, dans un travail effectué en collaboration avec MULLA, IKESHOJI (1970) a étudié les facteurs attractifs contenus dans les gîtes de 4 espèces de moustiques. Il existe dans chaque gîte, un facteur attractif propre à l'espèce occupant le gîte. Chacun de ces facteurs n'est pas attractif pour les autres espèces, et dans certains cas, il peut même avoir un effet répulsif. Seul *Culex pipiens quinquefasciatus* Say, 1823 (= *fatigans* Wied.) fait exception à cette règle, car il répond de manière positive aux attractifs des autres espèces.

L'oviposition dans un gîte donné est donc sous la dépendance de substances, les unes attractives et volatiles, les autres stimulantes et non volatiles. La présence de ces substances dans le milieu peut être liée à celle des organismes dont elles conditionnent l'oviposition (pour IKESHOJI, il s'agit de phéromones). Ces substances peuvent avoir aussi une autre origine indépendante de ces organismes (il s'agit alors de kairomones). Nous utiliserons dans la suite de notre exposé ces termes de phéromones et de kairomones.

1.2.2. STRUCTURE DES GÎTES.

S'appuyant sur des travaux de KENNEDY qui avait observé que les femelles gravides de *Culex pipiens molestus* Forskal, 1775 et *C. pipiens* s'approchaient des gîtes larvaires, en volant au niveau du sol, DE MEILLON *et al.* (1966) ont montré que des bacs contenant de l'eau de gîtes larvaires n'attiraient pas de façon égale les femelles de *C. p. fatigans* s'ils étaient placés à différentes hauteurs au-dessus du sol. Le nombre de pontes recueillies était d'autant plus faible que ces bacs étaient plus éloignés de la surface du sol.

1.3. Discussion.

Le rythme de ponte d'une espèce donnée présente des caractéristiques propres, pouvant se modifier sous l'influence d'agents extérieurs. Les observations de laboratoire ne donnent pas toujours un reflet fidèle du phénomène tel qu'il se produit dans la nature.

Les nombreuses études effectuées sur les facteurs conditionnant l'oviposition montrent l'extrême complexité du problème. La présence ou l'absence des facteurs attractifs et stimulants semble jouer un rôle capital dans le choix des lieux de ponte, surtout chez les espèces du complexe *C. pipiens*. La plupart des travaux consacrés à ce sujet ont été menés au laboratoire, ce qui n'a pas permis de dégager assez nettement l'importance et l'interférence de ces différents facteurs les uns par rapport aux autres.

Nous nous sommes efforcés, dans le présent travail, d'effectuer le plus grand nombre de nos observations sur le terrain afin de préciser ce point particulier, et de modifier le moins possible le comportement des femelles gravides.

2. MÉTHODES DE TRAVAIL

2.1. Les gîtes larvaires à *C. p. fatigans* dans la ville de Bobo-Dioulasso.

Bien que nous ayons déjà décrit ces divers types de gîtes (SUBRA, 1971 a), nous rappellerons que les larves de cette espèce se développent essentiellement dans les caniveaux, dans les puisards et dans des récipients divers.

Les caniveaux ne jouent de rôle important qu'en début et en fin de saison des pluies.

Les puisards qui recueillent les eaux usées des toilettes sont les gîtes les plus importants, tout au long de l'année. Leur structure (profondeur, degré d'obstruction de l'ouverture, volume d'eau) est extrêmement variable.

Au cours de nos prospections, nous avons remarqué que durant la saison sèche, de nombreux puisards, très productifs en saison des pluies n'hébergeaient pas de larves, alors que le niveau de l'eau était pratiquement constant pendant toute l'année et que leur degré de pollution ne semblait pas avoir augmenté dans des proportions considérables. Par contre, nous avons pu observer à plusieurs reprises que ces puits servaient d'abris à des femelles gravides de *C. p. fatigans*, et que des larves introduites dans des échantillons de telles eaux se développaient normalement. Une baisse du pouvoir attractif de ces eaux pouvait donc expliquer l'absence de formes préimaginales dans ces puisards.

Dans chaque concession où sont bâties les maisons d'habitations, on trouve habituellement des « canaris », poteries locales en terre cuite, à usages très divers. Les uns servent au stockage de l'eau de boisson, les autres sont utilisés pour faire macérer du mil (destiné à la fabrication d'une boisson locale) ou du riz. Dans les deux cas, riz et mil sont totalement immergés, et recouverts d'une mince pellicule d'eau sur

laquelle il nous a été possible d'observer des pontes. Enfin, certains canaris de taille plus réduite peuvent renfermer des décoctions d'écorces ou des infusions de feuillages destinées à la fabrication de médicaments traditionnels et constituent donc des gîtes potentiels.

Dans les concessions où les habitants pratiquent l'élevage (moutons, porcs) nous avons pu observer que des flaques d'eau souillées par les déjections des animaux portent parfois quelques pontes.

2.2. Etude du rythme de ponte.

2.2.1. RYTHME DE PONTE JOURNALIER.

Deux puits secs, profonds de 2 mètres, ont été creusés dans un quartier central de Bobo-Dioulasso. Dans chacun d'eux nous avons placé une bassine contenant 20 litres environ d'eau polluée (obtenue en faisant macérer, pendant 48 heures, des déjections de lapin dans de l'eau ordinaire). Ces récipients étaient remontés toutes les heures à la surface et il était procédé à la numération des pontes déposées sur l'eau. Ils étaient aussitôt remplacés au fond du puits par des récipients semblables.

Nos observations ont été effectuées en décembre 1969. Elles ont porté sur 3 périodes consécutives de 24 heures pendant lesquelles elles se sont déroulées sans interruption. A cette époque de l'année, la nuit tombe vers 18 heures. Les valeurs extrêmes de la température de l'eau de nos récipients variaient entre 21,9 et 17,6 °C.

2.2.2. FLUCTUATIONS DU NOMBRE DE PONTES DÉPOSÉES D'UN JOUR A L'AUTRE.

Ce problème a été également étudié dans la nature. Deux puisards, appartenant à des habitants de la ville ont été sélectionnés dans les quartiers centraux de Bobo-Dioulasso, l'un en 1967, l'autre en 1968. Leur surface était située près du niveau du sol, ce qui nous permettait de recueillir tous les jours, sans difficultés, les pontes qui avaient été déposées la nuit précédente. Ces pontes étaient placées dans un bac. Lorsque les larves de stade I avaient éclos 24 heures plus tard, elles étaient filtrées à travers une passoire qui retenait les coques vides des œufs, et replacées dans le gîte. L'équilibre de la population de *C. p. fatigans* du puits n'était donc pas modifié, et les nacelles de la veille, déjà écloses, étant éliminées, seules étaient recueillies les pontes de la nuit précédente.

Les observations dans les deux puisards ont été effectuées en début de saison sèche. En effet, durant la saison des pluies ces puisards débordaient fréquemment et les pontes pouvaient facilement être entraînées à l'extérieur. Aucune observation valable n'était donc possible à cette saison, pas plus d'ailleurs que durant le milieu de la saison sèche. Certains puits cessent alors d'être attractifs pour les femelles gravides et les densités culicidiennes sont très faibles. Le nombre de pontes récoltées dans ces conditions aurait été insuffisant.

2.3. Etude des facteurs conditionnant l'oviposition.

2.3.1. FACTEURS CHIMIQUES.

2.3.1.1. Pouvoir attractif de certains gîtes potentiels.

Nous n'avons pas procédé à des analyses chimiques d'eaux de gîtes nous permettant d'isoler une ou plusieurs substances susceptibles d'attirer les femelles gravides, mais nous nous sommes plutôt efforcés de comparer le pouvoir attractif de divers gîtes potentiels rencontrés fréquemment dans la ville de Bobo-Dioulasso et décrits précédemment. Des bacs en émail ont été placés au fond d'un puits sec de 1,50 mètre de profondeur. Chacun contenait 1 500 centimètres cubes de l'un des liquides suivants : décoc-

tions d'écorces de « néré » (*Parkia biglobosa* Benth) et de feuillages divers, macérations de mil, de paddy et de déjections de lapins, eau de puisard, eau ordinaire. Leur contenu était fréquemment renouvelé, les substances attractives étant généralement assez volatiles comme l'a montré IKESHOJI (1966).

Nous avons également vérifié si la présence de nymphes et d'exuvies de *C. p. fatigans* dans de l'eau de robinet avait un effet attractif sur les femelles gravides de cette espèce. Dans des gobelets contenant 250 cc d'eau, nous avons placé des lots de 100 nymphes ou de 100 exuvies. Ces bacs et des témoins renfermant de l'eau ordinaire ont été placés dans des cages renfermant des femelles gravides. Nous avons dénombré les pontes déposées dans ces deux types de gîtes.

Nous avons ensuite recherché s'il existait, dans la nature, une relation entre les variations des densités nymphales de *C. p. fatigans* d'un gîte donné et le nombre de pontes déposées dans ce gîte. En 1968, en même temps que nous suivions les fluctuations du nombre de pontes déposées quotidiennement dans le puisard précédemment décrit (chapitre 2.2.2.) nous avons effectué des prélèvements de nymphes, suivant une méthode décrite dans un autre travail (SUBRA, 1971 a).

2.3.1.2. Etude des variations saisonnières du pouvoir attractif de certains puisards.

Nous avons comparé les eaux de divers puisards qui, en saison des pluies, étaient tous colonisés par des formes préimaginales de *C. p. fatigans*. En saison sèche, au moment de nos observations, les uns étaient encore occupés par des formes préimaginales, les autres étaient négatifs. Des échantillons d'eau (250 centimètres cubes) ont été prélevés dans 3 puisards de ces deux types de gîtes et placés au laboratoire dans des cages contenant des femelles gravides récoltées dans la nature. Les pontes déposées étaient dénombrées quotidiennement. Chacun des puisards de l'un des deux types a été ainsi comparé aux 3 puisards de l'autre type.

2.3.2. STRUCTURE DES GÎTES.

Nous nous bornerons, dans cette étude, au seul cas des puisards car leur structure peut être très variable, comme nous l'avons déjà mentionné. Le volume d'eau qu'ils contiennent peut aller de quelques dizaines de litres à plusieurs mètres cubes. La surface de cette eau peut être à plusieurs mètres de profondeur, ou au contraire affleurer au ras du sol. L'ouverture des puisards est à l'air libre, ou fermée par une dalle de béton ne ménageant que quelques interstices pour le passage des femelles. Souvent, aussi, elle est plus ou moins obstruée par les objets les plus hétéroclites.

Afin de déterminer l'influence de ces différents facteurs, nous avons fait creuser, dans un quartier central de Bobo-Dioulasso, 5 puits secs de 2 mètres de profondeur.

Pour étudier l'influence du volume d'eau, deux de ces puits ont été retenus. Au fond de chacun d'eux, avait été placée une bassine contenant de façon alternative, soit 3 litres, soit 30 litres d'eau polluée.

L'effet de la profondeur a été déterminé par la mise en place de bassines contenant 20 litres d'eau, à différents niveaux, à l'intérieur des puits : 0 m (surface du sol) ; — 0,5 m ; — 1 m ; — 1,5 m ; — 2 m. Tous ont alternativement fonctionné à chacun de ces niveaux. A notre connaissance, les gîtes situés à plusieurs dizaines de décimètres au-dessus du sol sont inexistant à Bobo-Dioulasso. Néanmoins, nous avons observé le comportement des femelles gravides face à des gîtes de ce type. A cet effet, deux récipients contenant également 20 litres d'eau polluée, avaient été placés au-dessus du sol (+ 2 m et + 1 m) et un troisième au ras du sol.

Trois puits, enfin, ont été retenus, et à tour de rôle, leur ouverture a été, soit laissée à l'air libre, soit obstruée, tantôt par un panneau à claire-voie, tantôt par un panneau plein. Dans le fond de chacun d'eux, était placée une bassine contenant la même quantité d'eau que précédemment.

Les pontes étaient recueillies et dénombrées le lendemain de la mise en place des récipients, quelques heures après le lever du soleil.

3. RÉSULTATS

3.1. Rythme de ponte.

3.1.1. RYTHME DE PONTE HORAIRE.

Avant la tombée de la nuit, nous avons récolté quelques pontes, puis la courbe traduisant les variations du rythme d'oviposition passe par un pic très marqué (fig. 1). Elle va ensuite décroître au cours de la nuit et passer par un nouveau pic moins important au lever du jour. Quelques rares pontes seront à nouveau récoltées dans la matinée, et le phénomène cessera ensuite.

Nous ne pensons pas que la température du gîte joue dans ce phénomène un rôle très important puisque les deux pics de la courbe s'observent au moment où elle présente ses valeurs extrêmes. Il paraît beaucoup plus logique, comme l'ont déjà fait plusieurs auteurs, de considérer que les variations de la luminosité sont un des principaux facteurs déclanchant l'oviposition.

La luminosité n'est pas cependant le seul facteur responsable des deux pics que présente la courbe traduisant le rythme de ponte horaire. DE MEILLON *et al.* (1967) ont montré en laboratoire que le pic de la tombée de la nuit correspondait aux femelles ayant pris leur repas de sang après minuit, 3 nuits auparavant, celui du lever du jour, à celles qui s'étaient gorgées avant minuit, 2 nuits auparavant. Nous pensons que cette explication peut s'appliquer également au cas des femelles de Bobo-Dioulasso, sans qu'il y ait cependant la même équivalence quant à la durée du cycle gonotrophique entre Rangoon et Bobo-Dioulasso à cette période de l'année. Si les observations de DE MEILLON *et al.* (1967) ont été effectuées à une température moyenne de 28,1 °C, les nôtres ont été menées au début de la saison froide. La température moyenne minimum relevée dans les habitations au lever du jour était alors de 25 °C. Or, une partie du cycle s'accomplit dans les abris extérieurs où la température peut même avoir des valeurs moyennes inférieures. De plus, à cette saison, l'humidité relative atteint son niveau le plus bas de l'année, ce qui ralentit certainement la vitesse de maturation des ovaires (SUBRA, 1971 b). Il est très probable, dans ces conditions, que la durée du cycle gonotrophique soit allongée. Cependant, la correspondance entre les deux pics d'oviposition et les différentes heures de repas sanguins nous paraît toujours valable, puisque la maturation des ovaires s'effectue dans des délais à peu près identiques quelle que soit l'heure de ces repas (SUBRA, 1971 b).

3.1.2. FLUCTUATIONS DU NOMBRE DE PONTES DÉPOSÉES D'UN JOUR A L'AUTRE.

Nos observations dans le premier puisard ont commencé le 5 octobre 1967, en fin de saison des pluies (fig. 2). Elles se sont achevées le 11 novembre de la même année, à l'assèchement du gîte. La courbe traduisant les variations du nombre de pontes déposées passe par une suite de maximums et de minimums plus ou moins marqués.

Les observations effectuées en 1968, dans le deuxième puisard permettent de tracer une courbe d'aspect à peu près identique, passant par deux minimums très marqués consécutifs à deux orages qui avaient certainement entraîné hors du puits de nombreuses pontes (fig. 3).

Nous n'avons pu relier les fluctuations du premier puisard à aucun élément susceptible d'influer sur l'oviposition des femelles, en particulier avec la succession des différents quartiers lunaires. Certaines fluctuations du deuxième puits pourraient se relier aux variations des densités nymphales, mais dans un cas au moins il n'y a pas de relation entre les deux phénomènes.

3.2. Facteurs conditionnant l'oviposition.

3.2.1. FACTEURS CHIMIQUES.

3.2.1.1. Pouvoir attractif du liquide de divers gîtes potentiels.

Le phénomène a été étudié à 9 reprises différentes. Les résultats obtenus au cours de chacune d'elles étaient en tous points comparables et nous les avons regroupés dans le tableau I. Lorsqu'elles ont la possibilité de choisir un lieu de ponte déterminé, les femelles gravides de *C. p. fatigans* déposent leurs œufs dans des eaux usées provenant de puisards. Les déjections animales sont également attractives de même que les macérations de mil ou de riz, mais à un degré moindre. L'eau simple ne semble absolument pas attractive lorsqu'elle est placée avec d'autres liquides. Seule, elle peut cependant être utilisée par des femelles qui y déposent leurs œufs après une période de rétention plus ou moins longue comme nous avons pu l'observer au laboratoire.

TABLEAU I.

Etude du pouvoir attractif du liquide de divers gîtes potentiels de la ville de Bobo-Dioulasso sur les femelles gravides de *Culex p. fatigans*.
Résultats d'ensemble portant sur 9 observations.

	Nature des liquides testés						
	Eau de puisard	Macération de déjections animales	Macération de mil	Macération de paddy	Décoction de plantes diverses	Décoction d'écorces de néré	Eau simple
Nombre de pontes recueillies ..	215	81	26	10	4	1	—

De ces divers liquides, les décoctions de néré étaient celles présentant la couleur la plus foncée, suivies par les décoctions des diverses plantes médicinales et les macérations de déjections animales. Les autres liquides, de couleur plus claire, ne présentaient pas entre eux de grandes différences, à l'exception de l'eau simple. Au vu de nos résultats, il ne semble pas que les liquides foncés se soient montrés particulièrement attractifs à l'égard des femelles de *C. p. fatigans* comme l'avaient observé au laboratoire FIELD et MATSUI (1965) pour *C. tritaeniorhynchus*.

En laboratoire, les eaux renfermant des nymphes ou des exuvies de *C. p. fatigans* sont plus attractives, pour les femelles gravides de cette espèce que les eaux témoins qui en sont dépourvues.

Sur le terrain, les densités nymphales passent par une suite de maximums et de minimums, indépendants du nombre de pontes déposées à la surface du gîte (SUBRA, 1971 a). L'examen de la portion de courbe couvrant la période du 22 octobre au 21 novembre 1968 peut faire apparaître une possible relation entre les fluctuations des pontes déposées et les pics les moins importants de la courbe des densités nymphales (fig. 3). Par contre, les densités les plus élevées (13 novembre 1968) n'ont pas été suivies d'une augmentation correspondante du nombre des pontes. Aussi, sans nier l'importance des phéromones liées à la présence de ces formes préimaginales, nous pensons qu'elles n'ont pas joué ici un rôle majeur dans l'attractivité de ce gîte à l'égard des femelles gravides.

3.2.1.2. Variations saisonnières du pouvoir attractif de certains gîtes.

Les gîtes renfermant des formes préimaginales au moment de notre expérimentation avaient reçu l'appellation A, B, C; les gîtes négatifs avaient été appelés a, b, c.

Dans tous les cas (tableau II) le nombre de pontes déposées dans l'eau des gîtes positifs est beaucoup plus élevé que le nombre de celles pondues dans les gîtes négatifs. Sur un total de 577 femelles, 71 seulement (soit 12,3 %) avaient pondu dans les eaux du second type. Il convient de noter qu'au laboratoire, les bacs contenant les eaux issues des deux types de gîtes sont placés très près les uns des autres, ce qui explique sans doute que le phénomène est moins net que dans la nature où aucune ponte n'avait été observée dans les puisards négatifs.

TABLEAU II.

Etude, en saison sèche,
de la ponte des femelles de *C. p. fatigans* dans les eaux de différents puisards
(les chiffres indiquent le nombre de pontes obtenues lors de chaque expérimentation).

gîtes — gîtes +			
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>
A	9 39	4 73	7 83
B	23 83	2 28	7 48
C	24 63	5 53	10 36

La disparition des formes préimaginales dans certains gîtes, en saison sèche, est bien due à l'absence de pontes, elle-même provoquée par la disparition des substances attractives pour les femelles gravides.

Comme nous l'avons signalé, IKESHOJI (1968) a pu observer que les plus fortes densités de formes préimaginales de *C. p. pallens* correspondaient à la présence dans les gîtes de deux substances attractives, absentes à certaines saisons. Nous pensons qu'un phénomène analogue se produit à Bobo-Dioulasso. Les eaux de certains puisards renferment seules de telles substances et elles constitueront les gîtes de l'espèce, alors que d'autres puisards aptes pourtant à assurer le développement des formes préimaginales demeureront négatifs pendant toute la durée de la saison sèche.

D'après IKESHOJI (1968), les composés déterminant l'attraction des femelles gravides seraient très volatils, ce qui expliquerait leur absence dans nos puisards durant cette saison sèche où la température des gîtes est la plus élevée. Nous avons pu observer qu'en laboratoire, 24 heures après avoir été recueillie, l'eau des puisards positifs cessait d'être préférée à celle des gîtes négatifs. Des eaux de ces deux types attiraient de façon à peu près identique les femelles gravides, ce qui confirmerait ainsi l'extrême volatilité du facteur attractif présent dans les gîtes positifs.

L'origine de ces substances sera discutée ultérieurement.

3.2.2. STRUCTURE DES GÎTES.

3.2.2.1. Influence de la masse d'eau contenue dans les gîtes.

Les 5 observations successives que nous avons effectuées ayant donné chaque fois des résultats comparables, nous avons totalisé les pontes récoltées dans chacun des deux gîtes étudiés. 509 pontes avaient été déposées dans le récipient contenant 30 litres d'eau polluée, contre 230 seulement dans celui qui n'en contenait que 3 litres.

Il semble donc que deux masses d'eau de surface identique, mais de volume différent, n'attirent pas les femelles gravides de façon semblable. Ce phénomène fort intéressant n'a pu malheureusement être expliqué de façon valable. S'il se produit dans les gîtes de la même manière que dans nos récipients, il revêt une grande importance dans la dynamique des populations préimaginales.

3.2.2.2. Influence du niveau de l'eau et du degré d'obstruction de l'ouverture des gîtes.

Le nombre total de pontes recueillies dans les bacs situés au ras du sol et au-dessus est relativement faible. On peut noter cependant qu'il est d'autant plus élevé que ces bacs sont plus proches du niveau du sol (+ 2 m : 2 pontes; + 1 m : 4 pontes; niveau du sol : 66 pontes). Ces résultats coïncident avec les observations de DE MEILLON *et al.* (1966).

TABLEAU III.

Influence de degré d'obstruction de l'orifice des puisards
sur la ponte des femelles de *C. p. fatigans*.

	Degré d'obstruction de l'orifice du gîte		
	Ouvert	Fermé par un panneau à claire-voie	Fermé par un panneau plein
Pontes récoltées	1000	470	160

17 observations ont été effectuées dans les puits renfermant des bacs placés à différentes profondeurs. Dans tous les cas, les pontes les plus nombreuses étaient dans le récipient placé au fond du puits, les moins nombreuses, dans celui qui était situé au niveau du sol. Au cours de 15 de ces observations, le nombre de pontes allait croissant, de façon régulière, au fur et à mesure que les bacs étaient suspendus à des niveaux plus bas. Il en allait un peu différemment dans les deux autres : dans un cas, ce nombre était plus élevé à — 0,5 m qu'à 1 m, dans l'autre cas, les pontes recueillies au premier niveau étaient plus nombreuses qu'à — 1 m et — 1,5 m. Il n'a pas été tenu compte de ces deux résultats aberrants, d'une part, parce que nous n'avons pu leur trouver d'explication, d'autre part parce que des bacs placés ultérieurement dans le même ordre avaient fourni des données comparables au schéma général. Le total des autres résultats montre que le nombre de pontes augmente plus rapidement que la profondeur des bacs (fig. 4).

Seul, le bac déposé au fond du puits correspondait à la réalité. Il est bien évident qu'il n'en allait pas de même avec les bacs suspendus dans les puits, à différentes profondeurs. Aussi avons-nous procédé à une expérimentation complémentaire en plaçant 2 bacs l'un au fond d'un puits profond de 2 mètres, l'autre dans une cavité profonde de 0,30 m, de façon à ce que la surface de l'eau soit au niveau du sol.

273 pontes ont été recueillies dans le bac placé au fond du puits, et 7 seulement dans celui situé au niveau du sol.

Cette observation concorde donc avec la description précédente : les femelles pondent moins volontiers dans un gîte de surface que dans un gîte dont le niveau de l'eau est situé au-dessous du niveau du sol.

Le degré d'obstruction de l'ouverture des puisards a également une grande influence sur le nombre de pontes recueillies, comme le montre le tableau 3. Les pontes les plus nombreuses avaient toujours été déposées dans le puits à ouverture libre, puis dans celui couvert d'un panneau à claire-voie, et enfin dans le puits fermé par un panneau plein.

3.2.2.3. *Discussion sur l'influence des deux facteurs précédents.*

Nous distinguerons dans cet exposé, d'une part les données recueillies avec des gîtes artificiels placés au-dessus du sol, d'autre part celles fournies par des gîtes de structure variable, dont le niveau d'eau est situé à différentes profondeurs.

— Dans le premier cas, les conclusions de DE MEILLON *et al.* (1966) fournissent une explication satisfaisante aux phénomènes observés. Les femelles gravides de *C. p. fatigans* volant surtout au ras du sol, il est normal que le plus grand nombre de pontes soit relevé à ce niveau.

— Les observations effectuées dans les puits ne relèvent sans doute pas du même type d'explication. Nous examinerons successivement les données fournies par les expérimentations conduites, les unes suivant des modèles existant dans la nature, les autres suivant un modèle différent.

3.2.2.3.1. *Données fournies à partir de modèles existant dans la nature.*

Ces données avaient permis de constater les faits suivants :

— si l'ouverture du puits est libre, les pontes sont plus nombreuses dans un gîte profond que dans un gîte de surface;

— à profondeur égale, les pontes sont plus nombreuses dans les puits à ouverture libre que dans ceux à ouverture plus ou moins obstruée.

Des observations sur les lieux de repos des adultes, effectuées au cours d'un travail précédent avaient montré que des femelles à tous les stades de réplétion pénétraient dans les puits qui constituaient des abris très recherchés par cette espèce (SUBRA, 1970). Rappelons les principaux résultats :

— le nombre total de femelles capturées aux divers stades de réplétion est plus faible dans les puits secs que dans ceux contenant de l'eau polluée. La proportion de femelles gravides n'est pas cependant plus élevée dans les puits du deuxième type. Nous en avons conclu que le réflexe de ponte se déclenchait très peu de temps avant l'oviposition;

— dans les puits de profondeur égale, le nombre de femelles récoltées était plus grand dans ceux à ouverture libre que dans ceux à ouverture obstruée;

— dans les puits à ouverture libre, ce nombre était d'autant plus élevé que leur profondeur était plus grande.

Ces deux observations peuvent se mettre en parallèle avec les résultats relatifs à l'oviposition et les expliquer au moins partiellement :

— les puits les plus profonds, à ouverture libre, abriteront le plus grand nombre de moustiques au repos. Les femelles gravides, au moment où se déclenchera le réflexe de ponte, déposeront leurs œufs à la surface de l'eau la plus proche, c'est-à-dire au fond du puits. A ces pontes s'ajouteront celles de quelques femelles gravides de l'extérieur, à la recherche d'un gîte favorable;

— les gîtes de surface, qui ne peuvent constituer d'abri, recueilleront seulement les pontes des femelles gravides de l'extérieur. Ceci pourrait certainement expliquer les différences entre les deux types de gîtes.

3.2.2.3.2. *Données fournies à partir d'un modèle différent de ceux existant dans la nature.*

L'expérimentation conduite avec des bacs suspendus à différents niveaux dans des puits de profondeur égale a montré que tout se passait comme si ces bacs se trouvaient au fond de puits de profondeur différente : les pontes les moins nombreuses sont

recueillies en surface, les plus nombreuses à la plus grande profondeur. Il est bien évident que ces bacs n'empêchent pas les femelles à la recherche d'un abri, de pénétrer dans ces puits et d'en atteindre le fond. Trois types d'explication peuvent être envisagés :

— les femelles pénètrent en nombre différent dans les puits. Les bacs créent, en effet, à l'intérieur des puits, un microclimat particulier. La surface des parois soumises à l'influence de ce microclimat sera d'autant plus importante que ces bacs sont situés plus bas dans le puits. A l'influence de ce microclimat s'ajoutera celle de la profondeur. Le nombre de femelles demeurant dans ces puits jusqu'à l'oviposition sera d'autant plus élevé que les bacs seront placés plus près du fond. Dans ces conditions, il est normal qu'un plus grand nombre de pontes soit récolté dans les bacs les plus profonds;

— les différents puits renferment, en quantités sensiblement égales, des femelles qui vont toutes pondre dans celui où elles se sont abritées. Il faut alors admettre que la diffusion des substances attractives se fait de manière différente suivant la profondeur de l'eau, et qu'elle est plus perceptible, pour des raisons que nous ignorons, lorsque les bacs sont situés au fond des puits, attirant ainsi un plus grand nombre de femelles gravides de l'extérieur, dont les pontes s'ajouteront à celles des individus ayant choisi le puits comme lieu de repos;

— les femelles pénètrent dans les différents puits, en quantités à peu près égales. Les bacs étant situés à différents niveaux, seules les femelles posées au-dessus seront attirées par l'eau polluée qu'ils renferment et y déposeront leurs œufs. Les femelles posées au-dessous demeureront insensibles à l'attraction de cette eau. Au moment de l'oviposition, elles remonteront les parois du puits et la plupart d'entre elles s'en échappera pour pondre à l'extérieur.

Existe-t-il des éléments nous permettant de pencher pour l'une ou l'autre hypothèse ?

Nous avons fait état, à plusieurs reprises, de l'éventuelle influence du microclimat que pourraient contribuer à créer les bacs d'eau polluée. Il y aura sans doute des différences entre les microclimats de deux puits dans lesquels ces bacs sont situés près du niveau du sol dans un cas, à la plus grande profondeur dans l'autre cas. De tels puits peuvent attirer de façon différente des femelles à la recherche d'un lieu de repos, et cette différence apparaîtra dans les nombres de pontes recueillies. Par contre, dans le cas de puits où ces bacs sont situés à — 1,5 m et — 2 m, les écarts sont sans doute minimes et les nombres de femelles qui s'y réfugient ne sont sans doute pas différents au point d'expliquer l'écart considérable existant entre les totaux de pontes recueillies dans l'un et dans l'autre cas (1 386 pontes, contre 2 549).

Ceci nous amène alors à conclure que le puits au fond duquel reposait le bac d'eau polluée aurait recueilli la grande majorité des pontes des femelles qui s'y étaient réfugiées; dans le puits où était suspendu un bac, à 1,5 m de profondeur, seules auraient pondu les femelles qui étaient posées au-dessus de ce bac. De plus, il ressort de ces données que les femelles qui cherchent un refuge dans les abris de ce type se concentrent dans leur grande majorité, au fond de ces puits.

Ces observations apportent en outre d'intéressantes données, concernant le comportement des femelles gravides de *C. p. fatigans*. Nous avons déjà mentionné qu'il ne différait guère de celui des individus aux autres stades de réplétion, jusqu'au moment où ces femelles étaient sur le point de pondre. Elles vont alors avoir un comportement particulier, répondant à des stimuli dont le mécanisme n'apparaît pas encore clairement, mais en relation, sans doute, avec la perception des gîtes où seront déposés les œufs.

4. CONCLUSIONS

Quelle est l'importance des phénomènes qui viennent d'être décrits sur la dynamique des populations de *C. p. fatigans* ?

L'incidence du rythme de ponte sur la durée du cycle gonotrophique de cette espèce a déjà été signalée par DE MEILLON *et al.* (1967) et nous avons développé ce point particulier dans un autre travail (SUBRA, 1971 *b*).

Le nombre de pontes déposées dans un gîte donné dépend, essentiellement, des substances chimiques que renferme ce gîte et de sa structure.

Les femelles gravides de *C. p. fatigans* pondent dans les eaux de puisards, de préférence à celles des autres gîtes potentiels, et il ne semble pas que la couleur de ces différents liquides soit en relation avec le nombre d'œufs pondus. Cette attractivité des puisards est due à l'action de substances qui ont été désignées sous l'appellation de phéromones et de kairomones (chapitre 1.2.1.2.) et qui ne paraissent pas avoir, dans le cas de *C. p. fatigans*, une importance égale. En effet, dans l'étude que nous avons rapportée au chapitre 3.2.1.1., nous n'avons pas observé de relations entre les plus fortes densités nymphales et le nombre de pontes déposées. Nos observations n'ont évidemment porté que sur un seul cas et il est possible que l'effet de ces phéromones ne se manifeste pas en toutes occasions, mais seulement sous l'influence de certains facteurs qu'il serait intéressant de déterminer.

Dans la mesure où les phéromones influeraient de manière marquée sur l'oviposition des femelles, il convient de noter que les pontes les plus nombreuses seraient déposées dans le gîte lorsque les densités nymphales, arrivées à un maximum vont ensuite décroître dans les jours suivants. Donc la baisse des densités préimaginales serait compensée par un apport de pontes supplémentaires qui contribuerait à repeupler rapidement le puisard et à utiliser au maximum le milieu rendu disponible par cette baisse de densité. Il faudrait alors préciser les relations existant entre ces phéromones et les substances émises au moment de la nymphose et qui ont un effet toxique pour les jeunes larves (SUBRA, 1971 *a*).

Cependant, l'absence de relations nettes et constantes, entre les variations des densités nymphales et les fluctuations du nombre de pontes, nous amène à penser que le rôle des kairomones est déterminant dans l'attractivité des gîtes larvaires et ce point de vue est également partagé par IKESHOJI (communication personnelle). Ces substances semblent largement répandues dans des eaux diversement polluées puisque des pontes, relativement nombreuses, ont été recueillies dans les macérations de déjections animales. En outre, le peuplement des gîtes négatifs ne peut se faire que sous leur influence et l'oviposition, dans les gîtes trop pollués où tout développement larvaire est impossible, est également le fait de ces substances (SUBRA, 1971 *a*).

Les variations d'attractivité de certains gîtes, décrites au chapitre 3.2.1.2. sont très certainement dues dans ces conditions à une absence de kairomones.

Il a été montré que les femelles n'étaient pas attirées de façon identique par tous les types de puisards et que la structure de ces derniers était un élément très important dans le choix des lieux de ponte. La température étant un des facteurs majeurs conditionnant la vitesse de croissance des formes préimaginales, il apparaît donc que les puisards profonds et couverts offrent de ce point de vue des conditions de développement optimums. Les femelles gravides leur préfèrent toutefois les gîtes profonds mais découverts qui constituent cependant un milieu plus favorable que les eaux de surface. En saison froide, en effet, leur température présente des minimums beaucoup plus élevés (nous avons noté entre les deux types de gîtes des écarts de 5 à 6 °C) et ne subit que de faibles variations journalières.

Si le volume d'eau joue aussi un rôle dans l'attractivité des femelles gravides, les pontes les plus nombreuses seraient déposées à la surface des masses d'eau les plus importantes, susceptibles donc d'assurer les conditions de développement les plus favorables.

Nous avons déjà signalé la présence de pontes à la surface d'eaux trop polluées pour permettre le développement larvaire. Le choix de tels gîtes par les femelles gravides est donc un facteur de limitation des populations préimaginales, mais, d'une manière générale, les puisards constituent pour les larves les gîtes les plus riches en matières organiques et le facteur limitant « manque de nourriture » y intervient moins qu'ailleurs. Ils représentent de plus les gîtes offrant la plus grande surface et le plus grand volume. Le facteur « place disponible » mis en évidence pour certaines espèces animales y est le moins sensible. C'est dans ce type de gîte que la température présente le moins de variations; les prédateurs sont présents, mais ne constituent pas un problème important (SUBRA, 1971 a). Toutes les conditions y sont donc réunies pour que le rendement de l'espèce y soit maximum. Aussi la présente étude montre que le choix, par la femelle, du lieu de ponte, constitue un élément essentiel de la dynamique des populations de *C. p. fatigans*.

Manuscrit reçu le 7 juillet 1971.

REMERCIEMENTS.

Nous adressons nos vifs remerciements aux personnes qui ont bien voulu nous apporter leur aide, lors de la rédaction de ce travail : le Professeur BERGERARD, le Professeur M. GRENIER, J. HAMON, le Docteur IKÉSHOJI, M. R. LE BERRE, le Docteur B. DE MEILLON et M. J. MOUCHET. Nous ne saurions oublier M^{me} S. SALES qui a effectué certaines des observations de terrains, et MM. Sanoh MAMADY et TRAORÉ TIÉBA François dont l'aide nous fut précieuse tout au long de l'exécution de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- BATES (M.), 1949. — *The natural history of mosquitoes*. The Macmillan company, New York, 379 p.
- CLEMENTS (A.N.), 1963. — *The physiology of mosquitoes*. Pergamon Press, Oxford, London, New York, 393 p.
- CORBET (P.S.), 1963. — The oviposition-cycles of certain Sylvan culicine mosquitoes (Diptera, Culicidae) in Uganda. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **57**, 371-381.
- FAY (R.W.) & PERRY (A.S.), 1965. — Laboratory studies of ovipositional preferences of *Aedes aegypti*. *Mosq. News*, **25**, 276-281.
- FAY (R.W.) & ELIASON (D.A.), 1966. — A preferred oviposition site as a surveillance method for *Aedes aegypti*. *Mosq. News*, **26**, 531-535.
- FIELD (G.) & MATSUI (T.), 1965. — Attractiveness of dyed waters as oviposition sites to *Culex tritaeniorhynchus*. *J. econ. Ent.*, **58**, 1172-1173.
- GJULLIN (C.M.), 1961. — Oviposition responses of *Culex pipiens quinquefasciatus* Say, to waters treated with various chemicals. *Mosq. News*, **21**, 109-113.
- GOELDI (E.A.), 1905. — Os mosquitos no Para. Reunião de quatro trabalhos sobre os mosquitos indigenas, principalmente as especies que molestam o homen. *Mem. Mus. Goeldi (paraense)*, (Para), **4**, 154 p.
- HADDOW (A.J.) & GILLET (J.D.), 1957. — Observations on the oviposition-cycles of *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Linnaeus). *Ann. trop. Med. Parasit.*, **51**, 169.
- HADDOW (A.J.) & SSENKUBUGE (Y.), 1962. — Laboratory observations on the oviposition cycle in the mosquito *Anopheles (Cellia) gambiae*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **56**, 352-355.
- HADDOW (A.J.) GILLET (J.D.) & CORBET (P.S.), 1961. — Observations on the oviposition cycle of *Aedes (Stegomyia) aegypti* (Linnaeus). *Ann. trop. Med. Parasit.*, **55**, 343-356.
- HAZARD (E.I.), MAYER (M.S.) & SAVAGE (K.E.), 1967. — Attraction and oviposition stimulation of gravid female mosquitoes by bacteria isolated from hay infusion. *Mosq. News.*, **27**, 133-136.

- HIRAKOSO (S.), 1964. — Studies on oviposition site of *Culex pipiens* (L.). *Jap. J. sanit. Zool.*, **15**, 150-165.
- HUDSON (A.) & McLINTOCK (J.), 1967. — A chemical factor that stimulates oviposition by *Culex tarsalis* Coquillett (Diptera, Culicidae). *Anim. Behav.*, **15**, 336-341.
- IKESHOJI (T.), 1965. — An attractant for oviposition *Culex pipiens fatigans* Wied. occurring in breeding field waters. WHO/VC/130.65, 11 p. (doc. multigr. non publié de l'O.M.S.).
- IKESHOJI (T.), 1966. — Attractant and stimulant factors for oviposition of *Culex pipiens fatigans* in natural breeding-sites. *Bull. Org. mond. Santé*, **35**, 905-912.
- IKESHOJI (T.), UMINO (T.) & HIRAKOSO (S.), 1967. — Studies on mosquito attractants and stimulants. Part. IV. An agent producing stimulative effects for oviposition of *Culex pipiens fatigans* in field water and the stimulative effects of various chemicals. *Jap. J. exper. Med.*, **37**, 61-69.
- IKESHOJI (T.), 1968. — Studies on mosquito attractants and stimulants. V. Gas-chromatographic separation of the attractants for oviposition of *Culex pipiens fatigans* from the field water. *Appl. Ent. Zool.*, **3**, 176-188.
- IKESHOJI (T.) & MULLA (M. S.), 1970. — Oviposition attractant for four species of mosquitoes in natural breeding waters. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **63**, 1322-1327.
- LACOUR (P.), 1937. — Etude biologique de la race rurale de *Culex pipiens* L. Thèse, Clermont-Ferrand, 119 p.
- MEILLON (B. DE), SEBASTIAN (A.), & KHAN (Z.H.), 1966. — Positive geotaxis in gravid *Culex pipiens fatigans*. *Bull. Org. mond. Santé*, **35**, 808-809.
- MEILLON (B. DE), SEBASTIAN (A.), & KHAN (Z.H.), 1967. — Time of arrival of gravid *Culex pipiens fatigans* at an oviposition cycle and the relationship between time of feeding and time of oviposition. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 39-46.
- MURPHEY (F. J.) & BURBUTIS (P.P.), 1967. — Straw infusion attractiveness to gravid female *Culex salinarius*. *J. econ. Ent.*, **60**, 156-161.
- ODA (T.), 1967. — Hourly and seasonal distribution of the number of egg rafts of *Culex pipiens pallens* deposited in earthen jars. *Trop. Med., Nagasaki*, **9**, 39-44.
- PERRY (A. S.) & FAY (R. W.), 1967. — Correlation of chemical constitution and physical properties of fatty acid esters with oviposition response of *Aedes aegypti*. *Mosq. News*, **27**, 175-183.
- PETERSEN (J.J.), 1969. — Oviposition response of *Aedes sollicitans*, *Aedes taeniorhynchus* and *Psorophora confinnis* to seven inorganic salts. *Mosq. News*, **29**, 472-483.
- SOMAN (R. S.) & RUEBEN (R.), 1970. — Studies on the preference shown by oviposition females of *Aedes aegypti* for water containing immature stages of the same species. *J. med. Ent.*, **7**, 485-489.
- SUBRA (R.), 1970. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Lieux de repos des adultes. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **VIII**, 4, 353-376.
- SUBRA (R.), 1971 a. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone de savane soudanienne ouest-africaine. Dynamique des populations préimaginales. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **IX**, 1, 69-98.
- SUBRA (R.), 1971 b. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone de savane soudanienne ouest-africaine. Longévité et déplacements d'adultes marqués avec des poudres fluorescentes. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **IX**.
- WALLIS (R.C.), 1954. — A study of oviposition activity of mosquitoes. *Amer. J. Hyg.*, **60**, 136-168.

Etudes écologiques
sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828
(Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine
de savane soudanienne ouest-africaine

LIEUX DE REPOS DES ADULTES *

par

R. SUBRA **

RÉSUMÉ.

L'étude des lieux de repos des moustiques a surtout porté, jusqu'à présent, sur les individus se réfugiant à l'intérieur des habitations.

Le présent travail, consacré à C.p.fatigans, a repris évidemment cette étude de la tranche endophile des populations de ce moustique, mais l'a également complétée par des observations sur la portion exophile. Des précisions sur les origines des moustiques récoltés de jour dans les habitations ont été fournies grâce à des captures dans des fenêtres-pièges.

Il ressort des observations effectuées au cours de ce travail que C.p. fatigans, à Bobo-Dioulasso, manifeste une tendance endophile marquée, au début du cycle gonotrophique, exophile en fin de cycle.

A leur éclosion, les femelles à jeun se réfugient, soit dans les habitations, soit plus volontiers dans les abris extérieurs. Après avoir pris leur repas de sang, la plupart d'entr'elles vont demeurer dans les maisons. Au fur et à mesure que s'avancera la digestion de ce repas, la tendance exophile va aller en s'amplifiant, encore que ce comportement semble lié à l'âge physiologique des individus.

Les captures dans les fenêtres-pièges ont montré qu'il n'y avait pas analogie totale entre les moustiques ayant pris leur repas de sang dans une habitation donnée, et ceux qui s'y trouvent pendant le jour.

Beaucoup de moustiques constituant la tranche exophile de la population se réfugient dans des puits dont la structure conditionne le rendement.

La prise d'un repas non sanguin a été observée chez certaines femelles à jeun et gravides.

Les mâles ont également fait l'objet de quelques observations.

* Cette étude fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat dont la soutenance est prévue en juin 1971 à la Faculté des Sciences d'Orsay.

** Entomologiste médical, mission O.R.S.T.O.M. auprès de l'O.C.C.G.E., B.P. 171, Bobo-Dioulasso (Haute-Volta).

ABSTRACT.

Resting behaviour, and the selection of resting-places are important aspects of mosquito biology; however most of the published studies deal mainly with house-resting mosquitoes.

The present study, carried out in Bobo-Dioulasso town (Upper-Volta), concerns mainly Culex pipiens fatigans females. A full year has been devoted to researches on house-resting mosquitoes whereas additional studies have been performed with window-traps for assessing the origin of that segment of the C.p. fatigans population.

The study of the exophilic fraction of the mosquito population has been done in all types of structures available to mosquitoes : disused huts, wells, cess pits, containers, and so on...

The great majority of collected mosquitoes were dissected and the following characters were noted : stage of repletion, presence or absence of any meal other than blood, physiological age.

Freshly fed females constitute the main component of the endophilic segment of the C.p.fatigans population. Unfed females include mostly young nulliparous specimens resting inside and awaiting their first blood meal. The proportion of nulliparous females is higher amongst the inside-resting freshly fed specimens than amongst those collected when they come to bite ; such a difference means that the resting behaviour varies with the physiological age. Window-trap catches have supplied not only unfed females but also freshly-fed, half-gravid and gravid ones; so the mosquitoes collected within one house do not include only those entering this house to seek a blood-meal.

Females of the exophilic fraction of the C.p.fatigans population are mostly found inside wells and cess-pits but the resting densities vary with the characteristics of these shelters (depth, coverage, presence or absence of water). Unfed females constitute the majority of the outside resting segment, followed by gravid ones.

We can conclude that C.p.fatigans shows endophilic tendencies during the first part of the gonotrophic cycle, and exophilic ones thereafter.

Endophilic and exophilic females were compared from the two following points of view : meals other than blood, physiological age. Such a comparison was made between females showing the same repletion stage in each group.

Unfed nulliparous females entering houses do not differ from those resting outside. But the proportion of parous females taking meals other than blood appears to be higher amongst the exophilic fraction of the population than amongst the endophilic one. Moreover the average delay since egg-laying seems to differ between these two categories.

As already stressed there is a deficit of parous specimens amongst the inside-resting freshly fed females. The reverse phenomenon is observed amongst outside-resting females. Furthermore the average delay since the blood meal is not the same in these two groups.

In all situations man is the preferred host for C.p.fatigans females, but blood meals of other origins are more commonly observed amongst outside-resting females than amongst the inside-resting ones.

Half-gravid females behave apparently like freshly-fed ones for the selection of a resting place and are predominantly either endophilic or exophilic according to their state of parity.

Gravid female groups resting within different types of shelters are alike in all aspects.

Some observation have also been carried out on C.p.fatigans males.

In conclusion the behaviour of C.p.fatigans females during the different stages of their gonotrophic cycle is outlined.

INTRODUCTION

Les phases actives de la vie des femelles de moustiques (repas de sang, oviposition, dispersion), sont entrecoupées de périodes de repos, généralement plus longues. La durée de ces dernières couvre la plus grande partie du cycle gonotrophique, et partant, de la vie des femelles. La connaissance précise des lieux de repos des adultes est donc un des éléments fondamentaux de l'étude biologique des moustiques. Elle permet de reconstituer leur comportement durant ces phases de repos et d'apprécier la durée du cycle gonotrophique, qui est conditionnée, notamment, par la température du microclimat particulier à chaque lieu de repos.

La plupart des travaux consacrés aux lieux de repos des moustiques ont été effectués à l'intérieur des habitations seulement, et ont porté sur la faune résiduelle qui s'y trouve de jour. Il s'agit là d'un élément important puisqu'il permet d'apprécier le degré d'endophilie d'une espèce et, par conséquent, d'envisager ou non son contrôle par l'application d'insecticides domiciliaires rémanents. Cependant l'examen d'une telle faune fait très souvent ressortir un excédent de femelles gorgées sur les femelles semi-gravides. Ces observations sont valables en particulier pour les deux espèces d'anophèles vectrices du paludisme dans la région éthiopienne, *Anopheles gambiae s.l.*, et *Anopheles funestus* Giles, 1900 (GILLIES, 1954 a et b - MOUCHET et GARIOU, 1957 - MOUCHET, 1960) et également pour *Culex pipiens fatigans* Wiedemann (RACHOU, 1953). Mais les lieux de repos extérieurs des adultes de cette espèce n'avaient pas fait l'objet d'observations importantes jusqu'aux travaux de DE MEILLON *et al.* (1967 a) à Rangoon, en Birmanie.

Notre travail avait pour but l'étude des lieux de repos préférentiels des adultes de *C.p.fatigans* pendant toute la durée du cycle gonotrophique, dans une zone de savane ouest-africaine qui présente des conditions climatiques et écologiques très différentes de celles de Rangoon. Nous avons donc étudié aussi bien les moustiques s'abritant à l'intérieur des habitations, que ceux dont les lieux de repos étaient à l'extérieur. Il s'agissait de déterminer la fraction que représentaient, dans chacune de ces tranches de population, les femelles à jeun, gorgées, semi-gravides et gravides, et de les comparer, en particulier, du point de vue de l'âge physiologique.

Si la température est le facteur majeur qui conditionne la durée du cycle gonotrophique, DE MEILLON *et al.* (1967 b) ont montré que l'ingestion de sucre par les femelles de moustiques, pouvait retarder l'oviposition. Aussi, la recherche de repas non sanguins dans le jabot des femelles a-t-elle été effectuée chez un certain nombre d'adultes lors de nos dissections. Ceci devait nous permettre de déterminer si certaines femelles prenaient de tels repas, au cours de leur cycle gonotrophique, et dans l'affirmative, de préciser à quel moment ils étaient pris. Cette recherche des repas non sanguins a été également effectuée chez un certain nombre de mâles récoltés lors de nos captures.

1. MÉTHODES DE TRAVAIL

1.1. Terminologie.

Nous utiliserons dans cet exposé la terminologie définie par ROUBAUD (1920) et adoptée par le Comité O.M.S. de terminologie du paludisme (Anonyme, 1964) : la tendance des moustiques à séjourner à l'intérieur des habitations est appelée endophilie, la tendance contraire est appelée exophilie. Les moustiques s'alimentant à l'intérieur des habitations sont dits endophages, ceux qui prennent leurs repas sanguins à l'extérieur sont dits exophages.

Pour notre part nous appellerons « moustiques endophiles et exophiles » ceux pris dans les éléments des tranches correspondantes sans que cela implique un comportement intrinsèque permanent des individus.

Par ailleurs, le terme à jeun s'appliquera aux individus n'ayant pas pris de repas de sang. Seront inclus dans ce groupe les moustiques ayant pris un repas non sanguin.

1.2. Moustiques endophiles.

Ces moustiques ont fait l'objet de 2 séries d'observations. La première série s'est étendue sur une année entière. Elle a couvert, en 1966-67, les différentes saisons : la saison des pluies (de juillet à septembre), le début de la saison sèche (octobre-novembre), la saison sèche froide (décembre à février), la saison sèche chaude (mars-avril) et le début de la saison des pluies (mai-juin). Elle a permis, au cours de toute cette période, de suivre les variations intervenant dans les pourcentages de femelles aux divers stades de réplétion, et d'apporter des informations sur l'âge physiologique de certaines catégories d'entr'elles. A cet effet, des captures au pyrèthre ont été effectuées une fois par semaine dans 10 pièces d'habitations choisies au hasard dans la ville de Bobo-Dioulasso : 5 de ces pièces étaient couvertes de tôles, le toit des 5 autres était fait de banco (boue séchée). Les moustiques ainsi récoltés étaient transportés très rapidement au laboratoire et disséqués aussitôt.

La deuxième série d'observations a été effectuée durant le mois de novembre et la première semaine de décembre 1969, pendant qu'étaient conduites les observations sur les lieux de repos extérieurs. Elle avait pour but de nous fournir un matériel comparable à celui récolté dans ces lieux de repos extérieurs.

Il n'est pas évident que tous les moustiques capturés gorgés au repos dans les habitations y ont pris forcément leur repas de sang. Nous avons tenté de vérifier ce point de deux manières différentes : par l'étude de l'état physiologique des individus pénétrant durant la nuit à l'intérieur des habitations, et par la détermination de l'origine des repas de sang absorbés par les femelles fraîchement gorgées. L'étude du premier point devait nous permettre de vérifier si dans les habitations entraient seulement des individus à jeun, venant pour se nourrir, ou aussi des femelles déjà gorgées ou gravides, à la recherche d'un refuge. Les habitations étant uniquement occupées par des humains, la présence éventuelle, à leur intérieur, de moustiques gorgés sur animaux, était une indication supplémentaire que ceux ayant pris leur repas de sang à l'extérieur pouvaient s'y réfugier.

L'état physiologique des femelles pénétrant dans les habitations a été étudié dans deux maisons-pièges que nous avons aménagées dans un quartier de Bobo-Dioulasso, sur le modèle de celles mises au point par Coz *et al.* (1965 a). A l'emplacement des fenêtres nous avons disposé des fenêtres-pièges (2 par maisons), boîtes parallépipédiques munies d'une fente d'entrée par laquelle pénétraient les moustiques. Les individus ainsi capturés étaient récoltés dans ces pièges toutes les trois heures (21 h-24 h - 3 h et 6 h).

Les adultes de *C.p.fatigans* pénètrent également dans les habitations durant le jour (MOURAO, 1964), mais le rendement de nos pièges pendant cette période ayant été très faible, nous n'aborderons pas ici cet aspect du problème.

Notre expérimentation a débuté en septembre 1968 et elle s'est poursuivie jusqu'en janvier 1969 couvrant ainsi la fin de la saison des pluies, le début de la saison sèche et une partie de la saison froide.

L'origine des repas de sang pris par les femelles capturées à l'intérieur des habitations a été déterminée par la méthode des précipitines.

1.3. Moustiques exophiles.

La recherche des moustiques exophiles s'effectue en premier lieu, dans les abris naturels. Cependant, au moins dans le cas de *C.p.fatigans*, elle ne permet pas toujours de récolter un matériel très abondant (WATTAL et KALRA, 1960). En Tanzanie, GILLIES (1954 a) a échantillonné de façon valable les populations exophiles d'*A. gambiae* s.l. et d'*A. funestus* en effectuant des captures combinées dans les abris naturels et artificiels. Dans le cas de ces deux espèces également, des abris artificiels d'un type spécial ont fourni à eux seuls un matériel très abondant (MUIRHEAD-THOMSON, 1958).

A Bobo-Dioulasso les *C.p.fatigans* exophiles ont été étudiés dans trois types d'abris différents : habitations abandonnées, abris divers et puits.

Nos captures dans les abris du premier type ont été effectuées dans deux habitations abandonnées situées dans une même cour, à proximité l'une de l'autre.

Sous l'appellation « abris divers » nous groupons tous les refuges situés au niveau du sol, ou au-dessus. Aucun d'eux n'avait été aménagé par nos soins. Ces récoltes ont été effectuées dans deux fûts métalliques placés à l'air libre, dans un amas de caisses hors d'usage, dans un stock de pneus usagés, sous la voûte d'un pont enjambant un caniveau, sur le plafond d'un hangar ouvert, à toit de paille, dans un poulailler désaffecté, à l'intérieur de divers véhicules et dans des jarres (« canaris ») de type local. Ces jarres contiennent habituellement de l'eau de boisson, mais elles peuvent également renfermer des médicaments traditionnels obtenus à partir d'infusions d'écorces ou de feuillages. Dans certaines régions, les jarres renfermant de l'eau peuvent constituer des lieux de repos très recherchés par les adultes de *C.p.fatigans* (KURIHARA et SASA, 1965).

Enfin, nous avons récolté des moustiques dans des puits de différents types. Ces puits avaient été creusés par nos soins sur le modèle des puisards qui, à Bobo-Dioulasso, recueillent les eaux usées et constituent les gîtes principaux à *C.p.fatigans*. Il arrive assez souvent que certains de ces puisards soient à sec lorsque les habitants cessent de les utiliser. Deux types de puits peuvent donc offrir un abri aux adultes de *C.p.fatigans* : ceux contenant des eaux usées et ceux qui sont vides. Leur structure est extrêmement variable : l'ouverture peut être soit à l'air libre, soit plus ou moins obstruée par les objets les plus divers (tôles, planches, nattes) et la profondeur varie de quelques dizaines de centimètres à plusieurs mètres.

Aussi, avons-nous effectué des captures comparées dans trois séries de puits différents, pour mettre en évidence le rôle des facteurs suivants :

- orifice ouvert ou fermé (profondeur égale et fond sec),
- profondeur différente (orifice ouvert et fond sec),
- présence ou absence d'eau polluée (orifice ouvert et profondeur égale).

A chaque série correspondaient deux puits expérimentaux. Des captures de routine ont été ensuite effectuées dans l'un d'eux, afin de recueillir un matériel plus abondant. Les résultats de ces dernières ont été inclus dans le total des moustiques récoltés dans les puits, lors de la comparaison entre la faune récoltée dans ce type d'abri et celle récoltée à l'intérieur des habitations.

1.4. Dissection des moustiques capturés

Lors de la première série de captures effectuées à l'intérieur des habitations nous avons noté le nombre de mâles et disséqué dans du sérum physiologique à 9/1000 les ovaires des femelles qui étaient classées en 4 catégories suivant leur état de réplétion : à jeun, gorgées, semi-gravides et gravides. Pour chacune d'elles nous avons déterminé le stade ovarien. CHRISTOPHERS (1911) en a distingué 5 : I, II, III, IV, V. MER (1936) en a décrit deux de plus, N et I-II, au début de l'évolution du follicule. Enfin MACAM (1950, in GILLIES, 1961, p. XVIII, 1) a subdivisé le stade II en trois sous-stades : II début, II moyen, II fin.

Pour notre part, nous avons adopté la classification suivante :

stade I ou stade I-II début : le follicule a une forme sphérique ou légèrement ovale. Le vitellus est absent dans le stade I. Il peut être présent en très faibles quantités dans le stade I-II début, mais il est alors très difficile à distinguer. Rares sont les femelles qui piquent à ce stade. Dans cette catégorie, nous avons observé des femelles dont l'abdomen présentait, surtout sur sa face ventrale, une coloration verte. Leur nombre était variable suivant les lieux de capture, mais elles ne représentaient pas la quasi-totalité des femelles nouvellement écloses comme cela semble être le cas à Rangoon (SELF et SEBASTIAN, 1969).

stade II début : le follicule prend une forme ovale et le vitellus forme une couronne autour de l'oocyte. La majorité des femelles prennent leur repas de sang lorsque les ovarioles ont atteint ce stade.

stade II moyen : le vitellus occupe toute la base du follicule.

stade II fin : le vitellus occupe la moitié du follicule. Le noyau est encore visible.

stade III : le vitellus occupe plus de la moitié du follicule qui commence à prendre une forme allongée. Le noyau n'est plus visible.

stade IV : le vitellus occupe la quasi-totalité du follicule qui a déjà une forme ovoïde.

stade V : l'œuf est entièrement formé.

Chez *C.p.fatigans* la distinction entre ces deux derniers stades n'est pas toujours aisée, contrairement aux anophèles chez lesquels la présence ou l'absence de flotteurs constitue un caractère distinctif supplémentaire.

Signalons que la taille du follicule augmente au fur et à mesure de son évolution.

En même temps que nous examinons le stade ovarien, nous avons recherché, chez les femelles à jeun et fraîchement gorgées, la présence ou l'absence de reliques de ponte sur le funicule des ovarioles, selon la méthode de POLOVODOVA (*in* DETINOVA, 1963, p. 76). Rappelons que les femelles pares, sont caractérisées par la présence de telles reliques, les femelles nullipares par leur absence.

Les femelles trouvées dans les abris extérieurs et celles récoltées à l'intérieur des habitations, lors de la deuxième série de captures, ont été classées et disséquées comme précédemment. Nous avons, de plus, subdivisé la catégorie « femelles pares » en deux sous-groupes. Le premier comprend les individus dont les reliques folliculaires ont une forme grossièrement sphérique et une taille normale, c'est-à-dire très nettement inférieure à celle de l'ovariole. Dans le second sont placés les individus dont les reliques folliculaires ont une forme de sac et dont la taille est voisine de celle d'un œuf. La présence de ce sac folliculaire permet de conclure que, dans les conditions de notre observation, de telles femelles ont pondu depuis moins d'une quinzaine d'heures.

Enfin, nous avons noté la présence ou l'absence d'un repas non sanguin chez les moustiques mâles et femelles capturés lors de cette deuxième série d'observations. Chez plusieurs espèces de diptères hématophages, ce repas non sanguin est constitué par du jus sucré (LEWIS et DOMONEY, 1966). Nous pensons qu'il en est de même chez *C.p.fatigans*. Un certain nombre de repas non sanguins provenant d'individus de diverses catégories (mâles, femelles à jeun et gravides) ont été testés à la liqueur de Fehling. Tous ont montré des propriétés réductrices à l'égard de ce réactif. Ces repas ont été mis en évidence par dissection du jabot. Nos observations ont essentiellement porté sur les mâles et sur les femelles à jeun et gravides. Seuls ont été considérés comme positifs les individus dont le jabot était nettement distendu et ne contenait pas de bulles d'air. La présence des bulles d'air serait, en effet, d'après DE BOISSEZON (1930), caractéristique des jabots vides, à moins qu'il ne s'agisse de gaz résultant de fermentations.

2. RÉSULTATS

2.1. Moustiques endophiles.

2.1.1. RENDEMENT DES DEUX TYPES D'HABITATIONS PROSPECTÉES.

La température et l'humidité relative ont été mesurées dans les deux types d'habitations en début de saison sèche (tableau I). A chaque heure considérée, l'humidité relative moyenne est plus élevée dans les habitations à toit de banco que dans celles à toit de tôle. Par contre les écarts de température sont plus réduits dans les premières. Ces différences sont sans doute dues au fait que dans les maisons à toit de tôle les ouver-

tures sont plus nombreuses et plus grandes que dans celles à toit de banco. Cette caractéristique doit également influencer sur la luminosité qui peut être un facteur déterminant dans le choix des lieux de repos par les moustiques (SHANNON, 1935).

TABLEAU I

Température et humidité relative moyennes
relevées dans les deux types d'habitations de la ville de Bobo-Dioulasso
(Les mesures de température ont été effectuées dans quatre habitations de chaque type, celles de l'humidité relative dans une habitation de chaque type)

Heures des relevés	Habitations à toit de banco		Habitations à toit de tôle	
	Températures (en degrés C)	Humidité relative	Températures (en degrés C)	Humidité relative
7 h	28° 1	47 %	26° 3	41 %
12 h	30° 4	42 %	32° 3	33 %
15 h	31° 6	34 %	33° 7	28 %
17 h	31° 9	37 %	32° 6	28 %

L'examen des données recueillies durant une année entière montre que les totaux des mâles trouvés dans les deux types de maisons (1 803 dans les habitations à toit de tôle contre 1 622 dans celles de banco) diffèrent significativement : $\chi^2 = 9,565$ pour un degré de liberté. Nous verrons ultérieurement que les abris métalliques (fûts, cabines de véhicules) constituent des lieux de repos particulièrement attractifs pour les mâles de *C.p.fatigans*. Les conditions climatiques régnant dans ce type d'abri et à l'intérieur des habitations à toit de tôle seraient donc plus favorables pour les mâles que celles régnant dans les maisons à toit de banco. Ceci pourrait expliquer la différence entre les chiffres de captures effectuées au niveau des deux types d'habitations.

Une telle différence n'a pas été observée en ce qui concerne les femelles. L'examen plus détaillé de la répartition des individus aux différents stades de réplétion montre cependant une différence entre les deux types de maisons. Il existe dans les habitations à toit de tôle un excédent de femelles à jeun et un déficit de femelles gorgées, par rapport à celles à toit de banco. Comme dans le cas des mâles, ceci peut être dû aux facteurs écologiques propres à chaque type de maison, mais ne nous semble pas affecter de façon sensible la répartition des femelles. En effet, le pourcentage le plus bas de femelles gorgées récoltées dans les habitations à toit de tôle est encore de 52 %, et d'autre part, comme nous le verrons ultérieurement, les variations saisonnières des taux de femelles gorgées et semi-gravides se font dans le même sens, dans les deux cas. Il en est de même en ce qui concerne les femelles à jeun. Leur abondance varie en même temps et dans le même sens, dans les deux modèles d'habitations, et de toutes façons leur pourcentage ne dépasse jamais 15 % là où elles sont les plus nombreuses.

Pour ces diverses raisons, nous avons regroupé dans la suite de cet exposé, les résultats des captures effectuées dans les deux types d'habitations.

2.1.2. COMPOSITION DE LA TRANCHE ENDOPHILE.

Il ressort du tableau II que des femelles à tous les stades de réplétion (à jeun, gorgées, semi-gravides et gravides) sont présentes dans les habitations aux différentes saisons de l'année.

Dans tous les cas :

- les femelles gorgées constituent plus de la moitié des effectifs,
- les femelles semi-gravides représentent 10 à 20 % du total,
- les femelles gravides fournissent de 10 à 15 % de ce total,
- les femelles à jeun forment un pourcentage oscillant autour de 10 %.

On voit donc que dans les conditions locales, les femelles de *C.p.fatigans* manifestent une tendance endophile au début de leur cycle gonotrophique seulement. Une partie d'entr'elles termine ce cycle dans les habitations, l'autre partie, la plus importante, le termine au dehors.

Les pourcentages de femelles gorgées et semi-gravidess varient significativement au cours des différentes saisons. Le χ^2 est égal à 35,511 dans le premier cas et à 50,826 dans le deuxième cas, pour 4 degrés de liberté. Le plus fort pourcentage de femelles gorgées est observé en saison sèche, en même temps que celui des semi-gravides est le plus bas. Ce phénomène ne nous paraît pas devoir être dû à une différence de comportement des femelles durant la saison sèche, mais plutôt à un raccourcissement de la durée du cycle gonotrophique. Ce cycle est en moyenne de 3 à 4 jours pendant toute l'année, sauf durant la saison sèche où sa durée est abaissée à 2 ou 3 jours. Durant cette période, en effet, la digestion du repas de sang s'effectue en 36 heures environ. Les femelles qui se sont gorgées en début de nuit seront donc gravides le surlendemain matin. Seules seront capturées le matin au stade semi-gravide avancé, celles qui ont pris leur repas de sang la veille en fin de nuit. Encore est-il possible que dans les conditions de cette saison, certains individus qui se sont nourris très tôt la veille au soir puissent dépasser le stade gorgé. La rapidité de la digestion à cette période ferait alors pénétrer dans la catégorie « semi-gravides » des femelles d'âge chronologique plus bas qu'aux autres saisons.

Aucune variation significative n'a été observée au cours de l'année dans les pourcentages de femelles à jeun et gravides capturées à l'intérieur des habitations.

2.1.3. AGE PHYSIOLOGIQUE DES FEMELLES ENDOPHILES.

L'étude de l'âge physiologique des femelles à jeun montre que ce sont les femelles nullipares qui constituent l'essentiel de cette catégorie. Dans la plupart des cas, il s'agit surtout de nullipares n'ayant pas atteint le stade II début où habituellement elles prennent leur repas de sang. Cette catégorie comprend aussi quelques femelles pares à jeun, se réfugiant également dans les habitations, dans l'attente de leur prochain repas sanguin. Donc les habitations constituent un refuge non seulement pour les femelles qui vont se nourrir ou qui accomplissent leur cycle gonotrophique, mais encore pour celles qui viennent d'éclore.

L'âge physiologique des femelles gorgées présente des variations saisonnières. Durant la saison des pluies et le début de la saison sèche, les proportions des femelles pares et nullipares ne diffèrent pas significativement. Durant les autres saisons, par contre, les nullipares sont significativement plus nombreuses que les pares ($\chi^2 = 14,161$ en saison froide, $\chi^2 = 5,951$ en saison sèche chaude et $\chi^2 = 7,848$ en début de saison des pluies, pour un degré de liberté dans tous les cas). Nous avons comparé ces femelles endophiles gorgées avec celles capturées à jeun, de nuit, sur appât humain, car cette dernière catégorie d'individus nous paraissait la plus représentative de la population bobolaise de *C.p.fatigans*, la reprise d'un repas sanguin étant indispensable pour les femelles de cette espèce. Chez ces individus récoltés en captures de nuit, les femelles pares sont significativement plus nombreuses que les nullipares en saison des pluies. Il n'y a pas de différence significative durant les autres saisons (SUBRA, observ. pers. non publiée). Il y a donc, en toute saisons, chez les femelles gorgées, capturées de jour à l'intérieur des habitations, un déficit de femelles pares. Ce déficit pourrait s'expliquer par une différence de comportement entre les femelles pares et nullipares, les premières ayant une tendance exophile plus marquée, dans les heures qui suivent la prise du repas de sang. Des observations ultérieures confirmeront d'ailleurs cette hypothèse.

TABLEAU II
Etude des femelles endophiles de *Culex pipiens fatigans*
dans la ville de Bobo-Dioulasso, aux différentes saisons de l'année

Période de capture	Etat de réplétion des femelles capturées											Total	
	Femelles à jeun					Femelles gorgées			Nombre de femelles semi-gravides capturées	Nombre de femelles gravides capturées			
	Capturées	Dis-ség.	Nullipares			Pares	Capturées	Dis-ség.			Nul-lip.		Pares
			1	2	3								
Saison des pluies (juill. - août - sept. 1966)	101 (9,38 %)	90	77	43	34	13	669 (62,12 %)	308	142	166	173 16,06 %	134 (12,44 %)	1.077
Début de saison sèche (oct. - nov. 1966)	171 (11,22 %)	147	109	98	11	38	918 (60,28 %)	541	257	284	267 (17,53 %)	167 (10,97 %)	1.523
Saison sèche fr. (déc. 1966, janv.-févr. 1967)	168 (10,64 %)	106	89	44	45	17	892 (56,49 %)	317	192	125	314 (19,89 %)	205 (12,98 %)	1.579
Saison sèche chaude (mars - avril 1967)	121 (9,50 %)	78	63	49	14	15	856 (67,19 %)	437	244	193	141 (11,07 %)	156 (12,24 %)	1.274
Début de saison des pluies (mai - juin 1967)	199 (12,29 %)	177	152	138	14	25	965 (60,09 %)	679	376	303	218 (13,57 %)	224 (13,95 %)	1.606

1 : Nombre total de femelles nullipares.

2 : Nullipares aux stade I et I-II début.

3 : Nullipares au stade II.

Les pourcentages entre parenthèses indiquent les proportions de femelles aux différents stades de réplétion, à la saison considérée.

2.1.4. ÉTAT DE RÉPLÉTION DES *C.p.fatigans* PÉNÉTRANT DANS LES HABITATIONS.

Les captures dans les fenêtres-pièges n'ont pas fourni un matériel très abondant, ce que VAN SOMEREN (1958) avait déjà observé au Kenya avec cette espèce. Cependant, des mâles et des femelles à tous les stades de réplétion ont été capturés dans ces pièges. Les résultats de cette série d'observations ont été portés dans le tableau III, où les femelles semi-gravides, peu nombreuses, ont été groupées avec les gravides.

La part la plus importante des femelles pénétrant à l'intérieur des habitations, surtout en début et au milieu de la nuit, est représentée par les individus à jeun. Leur nombre, en captures de jour, à l'intérieur des habitations étant relativement faible par rapport à celui des moustiques gorgés, il est possible d'en déduire que les femelles à jeun pénétrant dans ces habitations viennent pour piquer et que la grande majorité d'entr'elles le fait la nuit même de leur entrée.

TABLEAU III

Rythme d'entrée des adultes de *Culex p. fatigans* dans les habitations de la ville de Bobo-Dioulasso (2 septembre 1968 - 24 janvier 1969)

Tranches horaires	Mâles	Femelles		
		à jeun	gorgées	semi-grav. et grav.
18 h-21 h	19	109 (27,7 %)	38 (21,6 %)	17 (30,4 %)
21 h-24 h	12	137 (62,6 %)	50 (50,0 %)	18 (62,5 %)
0 h-3 h	19	104 (89,1 %)	47 (76,7 %)	14 (87,5 %)
3 h-6 h	18	43 (100 %)	41 (100,0 %)	7 (100,0 %)
Total	68	393	176	56

Entre parenthèses sont indiqués les pourcentages cumulés des femelles à un stade de réplétion donné, pénétrant dans les habitations aux différentes tranches horaires de la nuit.

A côté de ces femelles à jeun, il existe une part non négligeable d'individus à divers stades de réplétion, ce qui montre que toutes les femelles gorgées, semi-gravides et gravides capturées de jour à l'intérieur des habitations n'y ont pas forcément pris leur repas de sang. Si les femelles à jeun pénètrent dans les habitations pour se gorger, cette explication ne peut s'appliquer au cas des femelles gorgées ni même à celui des semi-gravides et des gravides (la prise d'un repas sanguin supplémentaire en cours de cycle gonotrophique étant très rare chez *C.p. fatigans*). Les femelles gorgées doivent vraisemblablement être à la recherche d'un abri pour poursuivre leur cycle gonotrophique, les femelles gravides pour le terminer.

Nous avons calculé les pourcentages de femelles à jeun, gorgées et gravides, capturées aux différentes tranches horaires. Les résultats sont présentés sous forme de pourcentages cumulés dans le tableau III, ainsi que sur la figure 1.

La proportion de femelles à jeun pénétrant lors de la dernière tranche horaire est moindre que chacune des proportions correspondant aux autres tranches. Or, l'étude du cycle d'agressivité de *C.p. fatigans*, dans la ville de Bobo-Dioulasso, a montré que le maximum de piqûres se situait entre 0 et 3 heures (SUBRA, observ. pers. non publiée). Ce nombre va décroître ensuite dans la dernière tranche horaire. Il est donc normal qu'il se produise alors une diminution corrélative du nombre d'entrées des femelles à jeun.

Nous avons observé le même phénomène chez les femelles gravides. Cependant, vu le faible nombre d'individus sur lequel ont été effectués nos calculs, ces résultats doivent être examinés avec une certaine circonspection. Néanmoins une explication pourrait être donnée à ce comportement particulier. Les femelles à ce stade physiologique effectuent tout au long de la nuit, une série de déplacements qui se traduisent par la

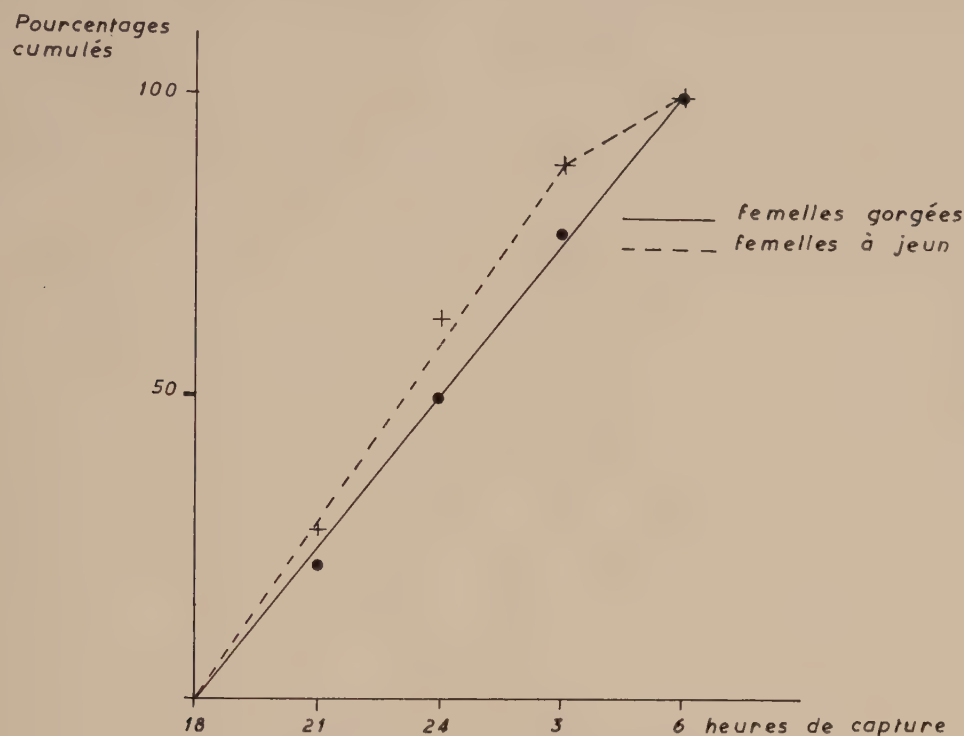


FIGURE 1. — Rythme d'entrée des femelles à jeun et gorgées de *Culex p. fatigans* dans les habitations de la ville de Bobo-Dioulasso.

capture d'un certain nombre d'individus dans les pièges-fenêtres au moment où ils pénètrent dans les habitations. DE MEILLON *et al.* (1967 c) ont montré que la ponte chez les femelles de *C.p. fatigans* avait lieu surtout au coucher et au lever du soleil. C'est pourquoi, nous pensons que les déplacements des femelles gravides qui pourraient s'effectuer au hasard en début de nuit, deviennent orientés dans les dernières heures, période où elles sont en quête d'un lieu de ponte approprié, généralement situé hors des habitations.

Le pourcentage de femelles gorgées pénétrant à l'intérieur des habitations varie peu aux différents moments de la nuit. Si leur rythme d'activité suivait le rythme de piqure des femelles à jeun nous devrions observer un plus fort pourcentage d'entrées en fin de nuit, c'est-à-dire quelques heures après que la majeure partie des femelles aient pris leur repas de sang. La constance que nous observons dans ce rythme, en fin de nuit, peut à notre avis, s'interpréter comme une preuve de la baisse d'activité des femelles gorgées, les individus s'étant nourris dans la deuxième partie de la nuit ayant tendance à moins se déplacer que ceux ayant pris leur repas plus tôt.

2.2. Moustiques exophiles.

2.2.1. HABITATIONS INOCCUPÉES.

Des mâles et des femelles à tous les stades de réplétion ont été capturés dans ce type d'abri. Les résultats de ces récoltes seront discutés ultérieurement lorsque seront comparés les moustiques capturés dans les habitations occupées et les divers types d'abris extérieurs.

TABLEAU IV

Rendement d'abris extérieurs divers dans lesquels ont été recherchés des adultes de *Culex p. fatigans*.

Types d'abris extérieurs	Nombre de captures	Nombre de mâles capturés	Nombre de femelles capturées	Stade de réplétion des femelles			
				à jeun	gorgées	semi-gravides	gravides
Fûts métalliques (2) ..	16	51	26	7	7	4	8
Stock de caisses hors d'usage	16	1	1	—	1	—	—
Voûte de pont	16	3	2	1	1	—	—
Stock de pneus usagés	9	12	10	4	1	—	5
Hangar ouvert à toit de paille	13	25	5	3	—	—	2
Poulailler désaffecté ..	13	4	2	—	—	1	1
Cabines de véhicules ..	13	37	7	2	2	—	3
Jarres contenant une décoction d'écorces ..	6	13	6	4	—	—	2
Jarre contenant une infusion de feuilles	6	8	3	1	—	—	2
Jarre contenant de l'eau simple	6	8	4	3	—	—	1
Jarre vide .	6	—	—	—	—	—	—
Total	120	162	66	25	12	5	24

2.2.2. Abris extérieurs divers.

Un nombre relativement faible de moustiques y a été capturé (tableau IV). Les deux sexes (les femelles à tous les stades de réplétion) sont ici représentés. Le rendement de certains de ces abris (stock de caisses, voûte de pont, poulailler désaffecté) a été pratiquement nul. D'une manière générale, ils sont plus attractifs pour les mâles que pour les femelles. L'examen des captures ne montre pas de différence sensible entre les jarres contenant les divers liquides. Par contre, aucun moustique n'a été récolté dans la jarre vide. Nous concluons de l'ensemble de ces résultats que ce n'est pas le liquide contenu dans ces récipients qui détermine l'attraction des moustiques adultes, mais plutôt le microclimat qu'il peut y entretenir.

2.2.3. Puits (TABLEAU V).

TABLEAU V

Rendement des différents puits servant d'abris aux femelles de *Culex p. fatigans*, dans la ville de Bobo-Dioulasso

Types de puits et profondeurs	Nombre de femelles capturées	Etat de réplétion des femelles			
		à jeun	gorgées	semi-gravides	gravides
Couvert — 1,5 m ..	90	23 (26 %)	13 (14 %)	18 (20 %)	36 (40 %)
Découvert — 1,5 m ..	439	167 (38 %)	64 (14,5 %)	90 (20,5 %)	118 (26,9 %)
Découvert — 2,30 m .	176	83 (47,2 %)	20 (11,4 %)	25 (14,2 %)	48 (27,3 %)
Découvert — 3,10 m .	297	127 (42,8 %)	40 (13,5 %)	51 (17,2 %)	79 (26,6 %)
Découvert contenant un bac d'eau polluée — 2,30 m .	360	144 (40,0 %)	48 (13,3 %)	61 (16,9 %)	107 (29,7 %)
Découvert — 2,30 m .	298	133 (44,6 %)	50 (16,8 %)	38 (12,8 %)	77 (25,8 %)

Les pourcentages entre parenthèses indiquent les taux de femelles aux différents stades de réplétion, dans l'abri considéré.

2.2.3.1. Puits à ouverture libre et à ouverture obstruée.

Dans cette série, nous avons effectué des captures dans deux puits de 1,50 m de profondeur, creusés en même temps. L'orifice de l'un d'eux était obstrué par un panneau de bois, permettant le passage des moustiques, celui de l'autre étant à l'air libre.

Le rendement total du second puits est significativement plus élevé que celui du premier ($\chi^2 = 230,0$ pour un degré de liberté). Nous avons comparé entr'eux les résultats obtenus dans ces deux types d'abris en répartissant les totaux de captures par catégories. Dans le puits couvert, on observe un excédent de femelles gravides ($\chi^2 = 6,510$ pour un degré de liberté) compensé par un déficit de femelles à jeun ($\chi^2 = 4,729$ pour un degré de liberté). Le phénomène inverse s'observe dans le puits découvert.

D'après MUIRHEAD-THOMSON (1938), les femelles de *C.p. fatigans* réagissent, devant les variations de température, en fonction de leur état physiologique, mais, d'une manière générale, elles fuient les hautes températures. Ceci serait vrai, en particulier pour les femelles gorgées, lorsque ces variations se situent entre 20° et 25 °C. En outre aux environs de 23 °C, elles seraient sensibles à des variations de 1 °C. En ce qui concerne l'humidité, toutes les femelles semblent fuir les très fortes et les très faibles humidités relatives. Entre 30 % et 85 %, elles paraissent subir sans dommages de très fortes variations de cette humidité.

L'examen des données climatologiques régnant à l'intérieur de nos abris montre que la température et l'humidité relative étaient, au moment de nos observations (toujours

effectuées au lever du soleil), un peu plus élevées dans le puits couvert (température moyenne : 23,7 °C, humidité relative : 95 %) que dans le puits découvert (température moyenne : 23,2 °C, humidité relative : 85 %). La luminosité, par contre, était beaucoup plus faible dans le premier refuge (bien que ce facteur n'ait pu être mesuré avec précision). A l'exception du facteur luminosité et d'influences extérieures (vent, poussières), les conditions régnant à l'intérieur de nos deux abris étaient très voisines. Or, le total des moustiques capturés dans le puits couvert est très nettement inférieur au total de ceux capturés dans le puits découvert qui, pourtant, semblait offrir un abri moins bien protégé de ces influences. On doit donc admettre que lorsque les adultes de *C.p.fatigans* cherchent un refuge, ils ne sont pas attirés par les abris présentant les conditions de milieu apparemment les plus favorables, mais plutôt par ceux dont l'accès est le plus facile.

2.2.3.2. Puits de différentes profondeurs.

Cette comparaison avait été faite entre deux puits, profonds, l'un de 2,30 m, l'autre de 3,10 m. C'est ici le puits le plus profond qui a le rendement le plus élevé. Le χ^2 établi pour comparer entr'eux les totaux de ces deux catégories est égal à 26,611, pour un degré de liberté. Aucune différence significative n'a été relevée dans la composition de ces deux séries. Femelles à jeun, gorgées, semi-gravides et gravides, occupent les deux puits en proportions identiques. Les données climatologiques montrent que la température et l'humidité sont les plus élevées dans l'abri le plus profond (températures moyennes : 24,7 °C contre 24 °C, humidités relatives moyennes : 91 % contre 84 %), la luminosité y étant certainement moindre.

2.2.3.3. Puits secs et puits renfermant de l'eau polluée.

Dans ce cas également on observe une différence significative entre les récoltes de femelles obtenues dans chacun de ces puits ($\chi^2 = 5,84$ pour un degré de liberté). La comparaison des données climatologiques, montre que s'il n'y a guère de différences quant à la température, l'humidité relative, par contre, est de 8 % plus élevée dans le puits renfermant l'eau polluée. Les différences de luminosité doivent être minimales.

Comme dans le cas précédent, les femelles aux différents états physiologiques se trouvaient en proportions équivalentes dans les deux abris. Ce fait est extrêmement intéressant à noter car l'on pourrait s'attendre à ce que le pourcentage de femelles gravides soit significativement plus élevé dans le puits renfermant de l'eau polluée. Or, la comparaison entre les nombres de femelles gravides capturées dans les deux puits donne un χ^2 égal seulement à 1,096 pour un degré de liberté. Il semble donc qu'en général, ces femelles ne sont pas spécialement attirées par les eaux polluées qui constituent pourtant leurs gîtes de ponte préférentiels. Elles occupent indifféremment plusieurs types d'abris. Ceci nous amène donc à penser que chez les femelles gravides de *C.p.fatigans*, le réflexe de ponte est déclenché très tard. Cette hypothèse serait par ailleurs confirmée par les travaux de DE MEILLON *et al.* (1967 c) qui à Rangoon ont observé, comme nous l'avons déjà signalé, que les femelles gravides de *C.p.fatigans* arrivaient sur les lieux de ponte après le coucher du soleil et au lever du jour, ces deux moments correspondant justement aux pics d'oviposition de l'espèce.

2.2.3.4. Rendement des différents types de puits.

Nous n'avons pas trouvé de relation entre la température régnant au fond des puits et leur rendement. Si dans la première série de puits les observations que nous avons faites semblaient en accord avec les expérimentations de MUIRHEAD-THOMSON (*op. cit.*), il n'en allait pas de même avec les deux autres. La température en elle-même n'aurait donc pas une influence capitale, mais le choix du lieu de repos serait peut être orienté par la différence de température existant entre le fond du puits et son ouverture. Or, c'est dans les puits présentant les plus grandes différences qu'ont été récoltés, dans

tous les cas, les plus grands nombres de moustiques. Dans la première série, en effet, cette différence est de 0,3 °C seulement dans l'abri couvert, mais de 1,9 °C dans l'abri découvert. Dans la deuxième série, elle est de 2,2 °C dans le puits de 2,20 m, mais de 4 °C dans celui de 3,10 m. Enfin, dans le puits sec, elle est de 2,2 °C contre 2,8 °C dans celui renfermant l'eau polluée. Dans ce dernier cas d'ailleurs, la présence de l'eau doit certainement avoir un rôle supplémentaire.

Nous pensons d'ailleurs qu'en dehors des conditions de milieu, les conditions d'accessibilité doivent également influencer le rendement des puits comme abris extérieurs pour les *C.p. fatigans* exophiles. La nature du substrat des lieux de repos doit également influencer sur ce rendement. Il est très probable, en effet, que les parois d'un puits ancien, sur lesquelles les eaux de pluie ont ruisselé pendant de longs mois, auront une attraction différente de celles d'un puits de creusement récent, sur lequel les facteurs météorologiques n'auront pas exercé leur effet. L'influence de la nature du substrat des abris extérieurs n'a pu être abordée dans cette étude.

3. COMPARAISON ENTRE LES MOUSTIQUES ENDOPHILES ET EXOPHILES

3.1. Présentation des résultats.

Dans le tableau VI, nous avons regroupé les résultats des captures effectuées dans les 4 types d'abris déjà cités : maisons habitées (ces résultats sont ceux des captures effectuées dans les maisons en même temps que se poursuivait l'étude des moustiques exophiles), habitations inoccupées, abris extérieurs et puits. Les résultats des puits ont été présentés dans une seule rubrique. En effet, dans un premier temps, nous avons groupé les données des puits de profondeurs différentes et celles des deux puits, l'un sec, l'autre contenant de l'eau polluée. Ont été ensuite ajoutés à cet ensemble, les résultats du puits découvert, profond de 1,50 m, qui étaient comparables aux précédents. Seules ont été exclues les captures du puits couvert qui différaient de celles de son homologue découvert, d'autant que le total des femelles qui y avaient été récoltées représentait à peine 5,77 % du total de la faune des puits.

C'est avec les captures effectuées dans les maisons habitées et celles effectuées dans les puits qu'a été surtout établie la comparaison entre moustiques endophiles et exophiles, les individus récoltés dans les maisons inhabitées et les abris extérieurs divers étant relativement peu nombreux.

3.2. Composition des tranches endophiles et exophiles.

La répartition des femelles à chacun des stades de réplétion est différente selon que l'on considère les moustiques endophiles ou exophiles. En comparant, dans les deux cas, les classes suivantes : à jeun, gorgées, semi-gravides et gravides, nous obtenons un χ^2 égal à 240,915 pour 3 degrés de liberté.

Comme nous l'avons observé, les femelles gorgées représentent l'élément le plus important dans les habitations. Les femelles semi-gravides et gravides sont présentes en proportions à peu près identiques, enfin, les femelles à jeun constituent environ le quart de l'effectif total.

Ce résultat diffère sensiblement de ce que nous avons relevé lors de notre premier cycle d'observations (cf. paragraphe 2.1.2.) où les femelles gorgées constituaient une fraction encore plus importante. Au cours de cette première expérimentation, les captures avaient été effectuées par aspersion de pyrèthre à l'intérieur des habitations.

TABLEAU VI

Récapitulation des captures de *Culex p. fatigans* effectuées dans les divers abris de Bobo-Dioulasso

Types d'abris	Nom- bre de mâles cap- turés	Nom- bre de fem- elles cap- turées	Stade de réplétion des femelles												
			à jeun				gorgées				semi-gravides				gravides
			C	D	N	P	C	D	N	P	C	D	N	P	
Intérieur des mai- sons habitées ...	1220	975	242 (24,8 %)	187	156	31	340 (34,9 %)	312	176	136	199 (20,4 %)	104	65	39	194 (19,9 %)
Maisons inoccu- pées	436	233	58 (24,9 %)	56	40	16	61 (26,2 %)	58	21	37	48 (20,6 %)	40	15	25	66 (28,3 %)
Abris extérieurs divers	162	66	25 (38 %)	22	15	7	12 (18 %)	12	5	7	5 (8 %)	5	—	5	24 (36 %)
Puits	1824	2123	850 (40,0 %)	697	519	177	274 (12,9 %)	237	92	145	352 (16,6 %)	251	69	182	647 (30,5 %)

Les pourcentages entre parenthèses indiquent les taux de femelles aux différents stades de réplétion dans les abris considérés.

C = Nombre de femelles capturées,
D = Nombre de femelles disséquées,
N = Nombre de femelles nullipares,
P = Nombre de femelles pares.

Les moustiques endommagés avaient été classés d'après l'aspect extérieur de l'abdomen, ce qui pouvait entraîner quelques risques d'erreur, en particulier dans la distinction entre les femelles gorgées et les femelles semi-gravides. Cette confusion n'était pas possible cependant avec les femelles à jeun et les femelles gravides. Aussi ces différences pourraient-elles être mises en relation avec le mode de récolte, puisqu'au cours de la deuxième expérimentation, les moustiques ont été capturés à la main, à l'intérieur des habitations. Nous devons noter, de plus, que cette deuxième série de captures a porté sur une durée relativement courte (4 semaines, contre un minimum de 2 mois dans la première expérimentation), et qu'elle n'a pas été effectuée la même année. Enfin, elle se situait à une période charnière entre la saison sèche et le début de la saison froide, ce qui expliquerait peut-être la discordance entre les deux séries d'observations. Cependant, le fait dominant que nous avons signalé lors de notre première expérimentation, la prédominance des femelles gorgées, demeure valable ici aussi.

Dans les puits, les femelles à jeun représentent la catégorie la plus importante, suivie par celle des femelles gravides, les individus gorgés étant les moins nombreux.

Dans les maisons inhabitées, les résultats obtenus sont intermédiaires entre ceux des habitations occupées et ceux des puits. En effet, si les pourcentages de femelles à jeun et semi-gravides ne diffèrent guère dans les deux types d'habitation, les femelles gorgées représentent, par contre, une part moins importante dans les maisons inoccupées. Le pourcentage des femelles gravides y est supérieur et se rapproche de celui observé dans les puits.

Cette comparaison ne peut être étendue aux abris divers où seulement 66 femelles ont été récoltées et où les catégories les mieux représentées sont celles des femelles à jeun et gravides, presque à égalité.

3.3. Femelles à jeun.

3.3.1. AGE PHYSIOLOGIQUE.

Dans les 4 types d'abris prospectés, les femelles nullipares constituent l'essentiel de l'effectif des individus à jeun. Une grande partie de ces nullipares est composée de très jeunes imagos dont les ovaires sont au stade I ou I-II début. Donc, quelques heures après leur éclosion, les jeunes femelles se réfugient dans tous les types d'abris, mais elles semblent manifester toutefois une préférence pour les abris extérieurs.

Les femelles pares constituent une minorité dans cette catégorie. L'examen de leur tractus génital montre que sur 31 femelles récoltées dans les habitations, 8 seulement présentaient des sacs folliculaires, alors que ces sacs étaient présents chez 118 des 177 femelles pares capturées dans les puits. Cette différence hautement significative ($\chi^2 = 26,344$ pour un degré de liberté) indiquerait donc qu'après avoir pondu, la plupart des femelles demeurent sur les parois de leur lieu de ponte, ou qu'elles se réfugient dans les abris extérieurs où elles passent les premières heures qui suivent l'oviposition. Elles s'abritent ensuite dans les habitations, dans l'attente de leur prochain repas de sang.

3.3.2. REPAS NON SANGUIN.

En même temps que l'âge physiologique, nous avons étudié la prise d'un repas non sanguin par ces femelles à jeun. DE MEILLON *et al.* (1967 b) ont consacré un important travail à ce problème, et ils ont observé que le phénomène avait lieu de façon courante, hors des habitations. Ces moustiques prenant un repas sucré étaient en tous points semblables à la population générale. Le tableau VII montre que dans toutes nos captures un certain nombre de femelles à jeun ont pris un repas non sanguin, soit avant le premier repas de sang pour les nullipares, soit au cours du cycle gonotrophique pour les pares. Le taux de femelles nullipares à jeun, prenant un repas non sanguin, ne varie pas significativement lorsqu'on compare les moustiques endophiles aux exophiles. Ces taux sont par contre significativement différents lorsqu'on considère les femelles pares à jeun

($\chi^2 = 10,564$ pour un degré de liberté). En effet, la proportion des individus ayant pris un repas non sanguin est plus forte à l'extérieur qu'à l'intérieur des habitations. Il est intéressant de noter que 2 des 3 femelles paires qui avaient pris un repas non sanguin à l'intérieur, avaient des ovarioles au stade II moyen. Il s'agit, selon toute vraisemblance, de deux femelles chez lesquelles le dernier repas sanguin n'avait pas abouti à une évolution normale des ovaires, donc d'individus qui n'étaient pas tellement représentatifs de cette portion endophile. En effet, s'il existe chez certaines femelles de *C.p.fatigans*, une phase pré-gravide, elle est loin d'être une règle générale.

TABLEAU VII

Etude du repas non sanguin chez les femelles à jeun et gravides de *Culex p. fatigans* capturées dans divers abris de Bobo-Dioulasso

Types d'abris	Femelles à jeun					Femelles gravides		
	Dissé- quées	Nullipares		Pares		Dissé- quées	Nor- males	Repas non sanguin
		Nor- males	Repas non sanguin	Nor- males	Repas non sanguin			
Maisons habi- tées	107	77	9	18	3	73	61	12
Puits	664	422	79	81	82	593	485	108

Il est assez délicat de formuler des hypothèses sur l'origine de ce repas non sanguin, dans le cas particulier de *C.p.fatigans*. De très nombreux auteurs ont observé des moustiques adultes, mâles et femelles, se nourrissant sur les fleurs de diverses espèces de plantes. A. Rangoon, DE MEILLON (communication personnelle) a observé que des adultes captifs étaient très actifs sur des plantes dont ils exporaient la face inférieure des feuilles et les fleurs avec leur proboscis. En ville même de Bobo-Dioulasso, la végétation est très pauvre et se limite essentiellement aux manguiers. Il est probable que les moustiques se gorgent, soit sur les fleurs, soit sur les fruits de ces arbres lorsqu'ils sont arrivés à maturité. Ces repas non sanguins pourraient avoir une autre origine. Au laboratoire, des mâles et des femelles à jeun, enfermés dans des cages ont été observés se nourrissant sur les excréments des poulets qui avaient été placés dans ces cages comme source de repas sanguin. Il est fort possible que dans la nature également, les excréments de certains animaux soient une source de repas non sanguins pour les adultes de *C.p.fatigans*.

Ces observations sur la prise d'un repas non sanguin, chez les femelles à jeun, complètent et confirment les données fournies par l'étude de l'âge physiologique. Les femelles nullipares qu'elles soient capturées à l'intérieur ou à l'extérieur des lieux habituellement habités, montrent un comportement identique. Il n'en est pas de même pour les paires. Dans les abris extérieurs se réfugient surtout les femelles qui viennent de pondre, et dont une part importante a déjà pris un repas non sanguin. Les habitations occupées, par contre, servent de refuge à des femelles qui ayant pondu depuis plus longtemps, ou n'ayant pas pris de repas non sanguin, vont se gorgier prochainement.

3.4. Femelles gorgées.

Chez les femelles capturées gorgées à l'intérieur des habitations, les nullipares sont significativement plus nombreuses que les paires ($\chi^2 = 5,128$ pour un degré de liberté), ce qui avait été déjà observé au cours de la première expérimentation. Chez les

elles gorgées exophiles, les pares sont, par contre, significativement plus abondantes que les nullipares. Nous avons déjà signalé que les femelles gorgées endophiles présentaient en toutes saisons un excédent de nullipares, par rapport à ce que l'on observe chez les femelles à jeun, en captures de nuit, sur appât humain. Cet excédent de femelles nullipares pourrait s'expliquer par l'exophilie plus marquée des femelles pares que l'on trouve en excès dans les abris extérieurs.

Nous avons consigné dans le tableau VIII, les résultats des tests de précipitines effectués dans les quatre types d'abris. Dans tous les cas, c'est essentiellement sur l'homme que les femelles gorgées ont pris leur repas de sang. Ceci est d'ailleurs assez logique, étant donné qu'en ville de Bobo-Dioulasso, l'homme est l'hôte le plus fréquent et le plus acces-

TABLEAU VIII

Préférences alimentaires des femelles de *Culex p. fatigans* capturées gorgées dans les divers abris de la ville de Bobo-Dioulasso

Nature de l'abri	Origine des repas sanguins				Total
	Homme	Oiseaux	Chien	Mammifères divers	
Intérieur des maisons habitées	151 (98,0 %)	2 (1,3 %)	—	1 (0,7 %)	154
Maisons inhabitées	24 (60,0 %)	16 (40,0 %)	—	—	40
Abris extérieurs divers .	11	—	—	1	12
Puits	168 (74,3 %)	42 (18,6 %)	7 (3,1 %)	9 (4,0 %)	226
Total	354	60	7	11	432

Les pourcentages entre parenthèses indiquent les préférences alimentaires des femelles dans l'abri considéré.

sible. Cependant, si, à l'intérieur des maisons habitées, l'homme est l'hôte presque exclusif, sa part dans les abris extérieurs (habitations abandonnées et puits) quoique dominante, est moins importante. A Bobo-Dioulasso, les animaux dorment dehors ou dans des abris spéciaux (des poulaillers, dans le cas des volailles) et, à l'époque où ont été effectuées nos observations, les humains passaient la nuit dans les habitations. Nous sommes donc amené à conclure que les femelles gorgées avaient, pour la plupart, pris leur repas de sang sur l'homme, à l'intérieur des maisons habitées. Les femelles exophiles par contre, s'étaient gorgées sur des hôtes divers et sur l'homme. Dans ce dernier cas, ce repas sanguin a pu être pris soit au crépuscule, avant que les humains n'aient réintégré leurs habitations, soit à l'intérieur de ces habitations. Certaines femelles quitteraient alors les maisons où elles se sont gorgées, soit pour entrer dans d'autres, comme l'ont montré nos observations dans les fenêtres-pièges, soit pour se réfugier dans les abris extérieurs.

L'étude du stade ovarien des femelles gorgées, capturées dans les différents abris va nous montrer que la plupart d'entr'elles ont pris leur repas de sang dans la première partie de la nuit. En effet (tableau IX), les femelles dont les ovarioles sont au stade II début, représentent la fraction la plus importante des individus gorgés, aussi bien parmi les femelles endophiles que les exophiles. Par contre les individus à ce stade ovarien sont significativement moins nombreux dans la deuxième catégorie que dans la première, ce qui indiquerait qu'à l'extérieur des habitations la prise du repas de sang est intervenue plus tôt qu'à l'intérieur.

TABLEAU IX

Stades ovariens des femelles gorgées de *Culex p. fatigans* capturées dans différents abris de Bobo-Dioulasso

Nature de l'abri	Total des femelles disséquées	Stades ovariens		
		II début	II moyen	II fin
Maisons habitées	313	215 (68,7 %)	52 (16,6 %)	46 (14,7 %)
Puits	253	111 (43,9 %)	77 (30,4 %)	65 (25,7 %)

Les pourcentages entre parenthèses indiquent les taux des femelles aux divers stades ovariens dans l'abri considéré.

3.5. Femelles semi-gravides et gravides.

L'examen de l'âge physiologique des femelles semi-gravides, capturées dans les différents abris, montre qu'à ce stade de réplétion les pares et les nullipares ont le même comportement que les femelles gorgées.

La comparaison entre femelles gravides de ces deux catégories a porté sur la présence ou l'absence d'un repas non sanguin et n'a permis de relever entre elles aucune différence significative (tableau VII).

3.6. Mâles.

Les captures effectuées dans les maisons habitées ont permis d'obtenir un plus grand nombre de mâles que de femelles. Ce phénomène n'avait été observé à aucune saison, lors de notre première expérimentation. Cette différence est peut-être due à nos méthodes de captures, ou au fait que nos observations, lors de la deuxième expérimentation, ont été effectuées en début de saison froide. A cette période, en effet, le sex-ratio des populations adultes issues de certains puits est déséquilibrée, les mâles étant plus nombreux que les femelles (SUBRA, observation non publiée). Dans les puits, les femelles sont plus nombreuses que les mâles, mais l'inverse se produit dans tous les autres types d'abris, la nature du substrat et le microclimat de ces refuges ayant sans doute un pouvoir très attractif sur les mâles.

Dans tous les types d'abris, nous avons observé des mâles dont le jabot distendu attestait la prise récente d'un repas non sanguin.

4. CONCLUSION

Des résultats acquis au cours de ces observations, nous pouvons tenter de déduire le comportement de la femelle, depuis son émergence jusqu'à son premier repas sanguin, et ensuite, durant ses cycles gonotrophiques successifs. Nous n'envisagerons pas ici, le cas des femelles présentant une phase pré-gravide.

Nous n'avons pas pu préciser avec exactitude à quel moment, dans les conditions locales, la jeune femelle quitte le gîte pré-imaginal. A Rangoon, DE MEILLON *et al.* (1967 d) ont montré que les adultes qui venaient d'éclore ne demeuraient que quelques heures (19 à 20 heures dans les cas extrêmes) dans leur gîte d'origine. Le départ hors de ce gîte se situe donc bien avant la prise du premier repas sanguin, ce que nous ont

confirmé les captures, dans divers abris, de nombreuses femelles à jeun qui n'avaient pas atteint le stade II début. Les unes vont se réfugier à l'intérieur des habitations, les autres, sans doute les plus nombreuses, dans des abris extérieurs, sans qu'il soit possible d'établir la moindre distinction entre ces deux catégories d'individus.

Lorsque leurs ovarioles seront arrivées au stade II début, ces femelles vont se gorger de sang, pour la première fois, mais auparavant, certaines d'entr'elles auront pris un repas non sanguin. Un tel repas a déjà été décrit chez d'autres espèces de diptères hématophages et notamment chez les simulies (LE BERRE, 1966, p. 76). Dans la majorité des cas, le repas sanguin sera pris de nuit sur homme, le plus souvent à l'intérieur des habitations où de nombreuses femelles séjourneront dans les heures suivantes. Aussi la plus grande partie des moustiques endophiles est-elle composée d'individus gorgés.

Pour PHIPPS (1957), la forte proportion de moustiques gorgés capturés dans les habitations, serait due au fait que durant leur cycle gonotrophique, les femelles de *C.p.fatigans* prennent plus d'un repas de sang, le dernier masquant les ovaires. GILLIES (1963) a également observé une phase pré-gravide chez certaines femelles de cette espèce, mais ces observations ayant été effectuées en laboratoire, sur un petit nombre d'individus seulement, l'auteur n'en tire pas de conclusion sur l'existence réelle de ce phénomène dans la nature. Les nombreuses observations que nous avons effectuées, à différentes saisons, sur des moustiques capturés gorgés dans la nature et placés en observation au laboratoire, nous ont montré l'existence de cette phase pré-gravide, mais seulement chez un nombre limité d'individus. Aussi, pensons-nous qu'à Bobo-Dioulasso, dans la majorité des cas, les femelles fraîchement gorgées n'avaient pris qu'un repas de sang.

Cette endophilie partielle, déjà mentionnée, a été décrite chez d'autres Culicidae, comme nous le signalions dans notre introduction, et elle semble se manifester, pour une espèce donnée, en toutes saisons et sur la totalité de son aire de répartition. C'est ainsi qu'HAMON *et al.* (1962 et 1965) et Coz *et al.* (1965 b) l'ont signalée chez *A. gambiae s.l.* et *A.funestus* dans des régions aussi variées que le sahel de Haute-Volta et les zones forestières et côtières de Côte d'Ivoire. Le taux d'endophilie varie évidemment avec l'espèce considérée mais également, pour une espèce donnée, avec le type d'habitation, la tendance endophile pouvant s'accentuer lorsque les conditions écologiques des habitations sont particulièrement favorables (Coz *et al.*, 1965 a).

Nos captures dans les fenêtres-pièges ont montré que certaines femelles récoltées dans les maisons peuvent avoir pris leur repas de sang au dehors. Il ne s'agit pas là non plus d'un phénomène isolé, propre à *C.p.fatigans*, puisque des pourcentages non négligeables de femelles gorgées d'*A.gambiae s.l.* et d'*A.funestus* ont été capturés dans les fenêtres-pièges par Coz *et al.* (1965 a) en Haute-Volta et par SERVICE (1963) au Nigeria. Il nous paraît utile de rappeler ici la distinction que BATES (1949, p. 24) croit devoir effectuer entre les lieux où piquent les moustiques et ceux où ils demeurent durant le jour. Dans le cas particulier de *C.p.fatigans*, nous pensons qu'il existe une corrélation assez étroite entre ces deux types de lieux. En effet, pour DE MEILLON *et al.* (1967 a), à Rangoon, si les moustiques endophages sont issus de la tranche endophile de la population, de même les individus exophages ont leur origine, le plus souvent, dans la tranche exophile. A Bobo-Dioulasso, également, les femelles gorgées à l'extérieur des habitations ne représentent qu'une faible proportion des moustiques endophiles dont l'écrasante majorité se nourrit sur homme comme l'ont montré les tests de précipitines. Au contraire, une part non négligeable des femelles récoltées dans les abris extérieurs s'était nourrie sur des hôtes non humains. Au Nigéria, SERVICE (1964) a même observé que, dans certaines conditions, l'homme pouvait ne pas être l'hôte de choix des femelles capturées gorgées hors des habitations.

En Tanzanie, GILLIES (1954 b) a observé que 5 % seulement des femelles gorgées d'*A.gambiae s.l.* et d'*A.funestus* quittaient les habitations au lever du jour. En Haute-Volta, dans le village de Soumouso, Coz *et al.* (communication personnelle) obtiennent des pourcentages variables avec l'espèce considérée, le stade de réplétion et le type d'habitation. Environ 7 % des femelles gorgées et gravides d'*A.funestus* quittent à l'aube les habitations de type Mossi, contre 20 % celles de type Bobo. Les pourcentages correspondants pour *A.gambiae s.l.* sont respectivement de 24 % et 62 %.

Pour notre part, nous n'avons pu déterminer avec précision le pourcentage des individus qui abandonnent les habitations dans lesquelles ils ont pris leur repas de sang. Cependant, nous avons pu démontrer que si les femelles de *C.p.fatigans* manifestent une tendance nettement endophile dans les heures qui suivent la prise du repas sanguin, inversement, la majorité d'entr'elles effectuera la deuxième partie du cycle gonotrophique à l'extérieur des habitations. Aussi, le déficit de femelles gravides que nous avons observé dans la tranche endophile de la population est-il compensé par un excédent d'individus de cette catégorie dans la portion exophile, leur pourcentage pouvant évidemment varier avec les localités. Dans les puits où ont été effectuées nos captures les plus nombreuses, elles représentent 30,5 % du total des femelles exophiles. C'est un pourcentage très voisin de celui que DE MEILLON *et al.* (1967 a) observent à Rangoon (30 %), mais par contre, au Nigeria, SERVICE (1963) a obtenu une proportion beaucoup plus élevée (66,8 %). Donc seule une minorité de femelles effectuera la deuxième partie du cycle gonotrophique à l'intérieur des habitations. Encore n'avons-nous pas la preuve que, pour ces dernières, ce cycle s'achève dans la maison même où a été pris le repas de sang, car les femelles de *C.p.fatigans* semblent faire preuve d'une certaine activité au cours de cette période, puisque des individus à tous les stades de réplétion ont été capturés dans nos fenêtres-pièges.

En fin de cycle gonotrophique, certaines femelles gravides, qu'elles soient à l'intérieur des habitations ou dans les abris extérieurs, vont prendre un repas non sanguin. Il semble donc qu'il y ait dans ce cycle gonotrophique deux périodes durant lesquelles intervient la prise d'un tel repas : avant le repas de sang et avant la ponte. Nous n'avons pu établir si les femelles intéressées prenaient deux repas ou si certaines d'entr'elles le prenaient avant le repas sanguin et d'autres avant la ponte.

La plupart des femelles gravides ne gagneront un gîte d'eau polluée que peu de temps avant de pondre. Après avoir déposé leurs œufs, elles demeureront sur le gîte ou chercheront à gagner d'autres types d'abris. Dans les heures qui suivent l'oviposition, il s'agit surtout d'abris extérieurs, au moins pour celles qui ont eu la possibilité de prendre un repas non sanguin. Puis ces femelles pénétreront dans les habitations, dans l'attente d'un prochain repas de sang.

Un nouveau cycle gonotrophique commencera alors.

Peu de conclusions ont été tirées de l'étude des lieux de repos des mâles, sinon qu'ils se réfugient dans tous les types d'abris occupés par les femelles, avec, toutefois une préférence marquée pour certains d'entr'eux.

REMERCIEMENTS.

Nos remerciements les plus vifs iront à ceux qui nous ont conseillé et aidé durant l'élaboration de ce travail : Monsieur le Professeur J. BERGERARD, Monsieur le Professeur P. GRENIER, Monsieur J. HAMON, Monsieur le Docteur B. DE MEILLON, Monsieur le Docteur M. OVAZZA et Monsieur J. RAGEAU. Nous ne saurions oublier le Docteur BOREHAM qui a bien voulu procéder à l'identification des repas sanguins et Monsieur P. SALES qui a exécuté le graphique figurant dans notre texte.

Manuscrit reçu le 23 novembre 1970.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1964. — Terminologie du paludisme et de l'éradication du paludisme. *Org. mond. Santé*, Genève, 176 p.
- BATES (M.), 1949. — The natural history of mosquitoes. The Macmillan Co. New-York, 379 p.
- BOISSEZON (P. DE), 1930. — Contribution à l'étude de la biologie et de l'histophysiologie de *Culex pipiens* L. Ed. *Arch. Zool. exp.*, **70**, 281-431.

- CHRISTOPHERS (S.R.), 1911. — The development of the egg follicle in anophelines. *Paludism*, **2**, 73-88.
- Coz (J.) *et al.*, 1965 a. — Expériences en Haute-Volta sur l'utilisation de cases-pièges pour la mesure de l'activité du DDT contre les moustiques. *Bull. Org. mond. Santé*, **33**, 435-452.
- Coz (J.) *et al.*, 1965 b. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de forêt humide dense, la région de Sassandra, République de Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Ent. méd.*, **IV**, 13-42.
- DETINOVA (T.S.), 1963. — Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge les Diptères présentant une importance médicale. *Org. mond. Santé, série de monographies*, **47**, 220 p.
- GILLIES (M.T.), 1954 a. — Studies of house leaving and outside resting of *Anopheles gambiae* Giles and *Anopheles funestus* in East Africa. I. The outside resting population. *Bull. ent. Res.*, **45**, 361-373.
- GILLIES (M.T.), 1954 b. — Studies in house leaving and outside resting of *Anopheles gambiae* Giles and *Anopheles funestus* Giles in East Africa. II. — The exodus from houses and the house resting population. *Ibid.*, **45**, 375-387.
- GILLIES (M. T.) *et al.*, 1961. — Guide d'entomologie appliquée à la lutte antipaludique dans la région africaine de l'O.M.S., O.M.S. édit., Brazzaville.
- GILLIES (M.T.), 1963. — Observations on nulliparous and parous rates in some common East African mosquitoes. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **57**, 435-442.
- HAMON (J.), DEDEWANOU (B.) *et* EYRAUD (M.), 1962. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone forestière africaine, la région de Man, République de Côte-d'Ivoire. *Bull. I.F.A.N.*, **24**, A, 854-879.
- HAMON (J.) *et al.*, 1965. — Etudes entomologiques sur la transmission du paludisme humain dans une zone de steppe boisée, la région de Dori (République de Haute-Volta). *Ibid.*, **27**, A, 1115-1150.
- KURIHARA (T.) & SASA (M.), 1965. — Observations on the diurnal rythms of biting and resting behaviours of *Culex pipiens fatigans* in Bangkok. *Jap. J. sanit. Zool.*, **16**, 41-48.
- LE BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). *Mém. O.R.S.T.O.M., Paris*, **17**, 204 p.
- LEWIS (D. J.) & DOMONEY (C. R.), 196. — Sugar meals in Phlebotominae and Simuliidae (Diptera). *Proc. R. ent. Soc. Lond. (A)*, **41**, 175-179.
- MEILLON (B. DE) *et al.*, 1967 a. — Outdoor resting of *Culex pipiens fatigans* in Rangoon, Burma. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 67-73.
- MEILLON (B. DE), SEBASTIAN (A.) & KHAN (Z. H.), 1967 bi. — Cane-sugar feeding in *Culex pipiens fatigans*. *Ibid.*, **36**, 53-65.
- MEILLON (B. DE), SEBASTIAN (A.) & KHAN (Z. H.), 1967 c. — Time of arrival of gravid *Culex pipiens fatigans* at an oviposition site, the oviposition cycle and the relationship between time of feeding and time of oviposition. *Ibid.*, **36**, 39-46.
- MEILLON (B. DE), SEBASTIAN (A.), KHAN (Z. H.), 1967 d. — Exodus from a breeding place and the time of emergence from the pupa of *Culex pipiens fatigans*. *Ibid.*, **36**, 163-167.
- MER (G.G.), 1936. — Experimental study on the development of the ovary in *Anopheles elutus* Edw. (Dipt. Culic.). *Bull. ent. Res.*, **27**, 351-359.
- MOUCHET (J.), 1957. — Exophilie et exophagie d'*Anopheles gambiae* Giles 1902, dans le Sud Cameroun. *Bull. Soc. Path. exot.*, **50**, 446-461.
- MOUCHET (J.) *et* GARIOU (J.), 1960. — Anophélisme et paludisme dans le Département Bamiléké (Ouest Cameroun). *Recherches Etudes camerounaises*, **I**, 92-114.
- MOURAO (M. da COSTA), 1964. — Relatorio da Missao de estudo e combate de endemias de S. Tomé e Principe. *An. Inst. Med. trop.*, **21**, 501-539.
- MUIRHEAD-THOMSON (R.C.), 1938. — The reactions of mosquitoes to temperature and humidity. *Bull. ent. Res.*, **29**, 125-140.

- MUIRHEAD-THOMSON (R.C.), 1958. — A pit shelter for sampling outdoor mosquito populations. *Bull. Org. mond. Santé*, **19**, (6), 1116-1118.
- PHIPPS (J.), 1957. — Observations on the behaviour of culicine mosquitos in african huts. *Bull. ent. Res.*, **48**, (2), 275-288.
- RACHOU (R. G.) et LIMA (M. M.), 1953. — Contribuição ao conhecimento dos hábitos domiciliares do *Culex fatigans* no sul do Brasil. *Rev. bras. Malariol. D. trop.*, **5** (1), 29-34.
- ROUBAUD (E.), 1920. — Les conditions de nutrition des anophèles en France (*Anopheles maculipennis*) et le rôle du bétail dans la prophylaxie du paludisme. *An. Inst. Pasteur*, **34**, 181-228.
- SELF (L. S.) & SEBASTIAN (A.), 1969. — A high incidence of green colouration in newly emerged populations of *Culex pipiens fatigans* in Rangoon, Burma. *WHO/VBC/69.124* (doc. multigr. non publié de l'O.M.S.).
- SERVICE (M.W.), 1963. — The ecology of the mosquitoes of the Northern Guinea Savannah of Nigeria. *Bull. ent. Res.*, **54**, 601-632.
- SERVICE (M. W.), 1964. — The identification of blood-meals from Culicine mosquitoes from Northern Nigeria. *Ibid.*, **55**, 637-643.
- SHANNON (R.C.), 1935. — Malaria studies in Greece. The reaction of anopheline mosquitoes to certain microclimatic factors. *Amer. J. trop. Med.*, **15**, 67-81.
- VAN SOMEREN (E. C. C.), HEISCH (R. B.) & FURLONG (M.), 1958. — Observations on the behaviour of some mosquitos of the Kenya Coast. *Ibid.*, **49**, 643-660.
- WATTAL (B. L.) & KALRA (N. L.), 1960. — Studies on Culicine mosquitoes. I. — Preferential indoor resting habits of *Culex fatigans* Wiedemann, 1828, near Ghaziabad, Uttar Pradesh. *Indian J. Malariol.*, **14**, 605-616.

Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828
(Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne
ouest-africaine ⁽¹⁾.

Longévité et déplacements d'adultes marqués avec des poudres
fluorescentes.

R. SUBRA

Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M.
Tananarive - Rép. Malgache

RÉSUMÉ.

Ce travail a pour sujet la longévité et les déplacements d'un insecte hématophage. L'auteur rappelle d'abord l'importance de ces deux facteurs dans le rôle vecteur des hématophages. Sont ensuite passées en revue les différentes méthodes qui ont été utilisées : d'une part pour l'étude conjointe de la longévité et des déplacements (marquage par les radio-isotopes ou divers colorants), de l'autre pour celles des déplacements seuls. Ces deux paramètres ont été étudiés durant la saison des pluies, chez *C.p.fatigans*, par marquage d'adultes avec des poudres fluorescentes. La méthode suivie, lâchers de moustiques, captures et dissections, est décrite en détail.

L'étude du cycle gonotrophique est abordée par un rappel des définitions et des différentes phases caractérisant cette notion. Les observations sur le terrain ont permis d'apprécier l'intervalle de temps s'écoulant entre l'émergence et le repas sanguin (deux jours), la durée des cycles gonotrophiques successifs (trois jours en moyenne) et celle des phases constituant chaque cycle. Il y a concordance entre les données obtenues à partir de ces moustiques marqués et celles fournies par l'observation de moustiques sauvages qui peuvent donc être

utilisés pour apprécier la durée du cycle aux différentes saisons de l'année, exception faite de la saison froide.

Le marquage n'avait pas altéré de façon sensible la longévité des femelles, comme l'a montré la comparaison effectuée entre la population marquée et la population sauvage de Bobo-Dioulasso. Cependant cette longévité a peut-être été sous-estimée par suite de la tendance exophile plus marquée des femelles pares dont les plus vieilles avaient 16 ou 17 jours au moment de leur capture. La longévité des mâles est inférieure à celle des femelles.

L'étude des déplacements est abordée par une revue des définitions générales qui ont été données aux diverses manifestations de ce phénomène chez les insectes ; le cas particulier des moustiques est ensuite examiné. Les facteurs conditionnant ces déplacements chez les diptères hématophages sont de deux sortes : les facteurs propres à l'insecte ou en dépendant partiellement (sexe, âge, état de réplétion) et les facteurs indépendants de l'insecte (température et humidité, vent, végétation et relief).

Les déplacements de *C. p. fatigans* ont été étudiés en milieu urbain et en milieu rural. Dans le premier cas ils sont peu importants, quelques centaines de mètres tout au plus, et s'effectuent de manière lente. Il semble qu'au cours de notre expérimentation il ait existé une direction de déplacement privilégiée, mais il n'a pas été trouvé d'explication valable à ce phénomène. En milieu

(1) Cette étude a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat, soutenue le 30 juin 1971 à la Faculté des Sciences d'Orsay. Jury : MM. POSSOMPÈS (Président), BERGERARD et R. LE BERRE.

rural, au contraire, les déplacements sont plus importants (quelques kilomètres) et plus rapides qu'en milieu urbain. Dans les deux cas, les femelles parcourent des distances plus importantes que les mâles. La discussion traite de la nature des déplacements effectués par les femelles de *C. p. fatigans* et de l'influence du milieu sur ces déplacements.

SUMMARY.

In this paper are studied the longevity, dispersal and flight-range of an hematophagous Diptera. The author stresses the influence of these factors on the vectorial power of biting insects. He, then, reviews the different techniques which have been used, either for the joint study of longevity, dispersal and flight-range (by radio-isotopes or colour-dye tagging), or for the study of dispersal alone.

*These factors are here studied in the case of *C. p. fatigans*, the marking of adults being done with fluorescent powders. The techniques are described: such as capture of adults, tagging, recapture and dissection. The definitions and characters used in the study of the gonotrophic cycle are reviewed.*

Observations done by these techniques in the field allowed to evaluate the length of time occurring between eclosion and the first blood-meal (two days), the duration of each gonotrophic cycle (a mean of three days), and the length of each of the phases constituting this cycle.

*The datas so obtained agree with the observations made on the normal wild population of *C. p. fatigans*. This leads to the conclusion that such observations, on the wild population, can be used to appreciate the length of the cycle in the different seasons of the year, with the exception of the coldest months.*

Comparisons between the recapture of tagged specimens and captured wild adults, in Bobo Dioulasso, lead one to infer that marking in this way does not interfere with the length of life of the female. However the length of life of the wild females may have been underestimated. As a matter of fact parous females have a tendency to exophily, and this may disturb the results (the oldest captured was 16 to 17 days old).

Concerning dispersal and flight-range a review is given of the different general definitions applied to the subject in insect-study. The particular case of mosquito is then evoked. Amongst hematophagous diptera these movements are under the influence of two kinds of factors: totally or partially intrinsic ones, such as sex, age, state of feeding, etc., and extrinsic ones (temperature, humidity, wind, vegetation, orography).

*The movements of *C. p. fatigans* have been studied both in urban and in rural environment. In the first*

case they are of small amplitude, some hundred meters, and slow. In rural areas the movements are far more important (some kilometers) and faster. In town our observations showed a tendency for a preferential direction of flight; no explanation was found for such phenomenon. In both cases females fly farther than males. The discussion bears on the movements of the females and their relation to the environmental factors.

1. INTRODUCTION.

Plusieurs facteurs interviennent dans la transmission d'un virus ou d'un parasite par des insectes hématophages. Deux d'entr'eux présentent une importance primordiale :

— La longévité de l'insecte, ou mieux, des populations vectrices, qui est en relation avec leur potentiel de transmission propre. En effet le virus ou le parasite, effectuant chez l'insecte un cycle obligatoire, d'une certaine durée, il est nécessaire que certains individus de la population vectrice aient une durée de vie plus longue que ce cycle et atteignent ainsi un âge épidémiologiquement dangereux qui leur permette d'assurer la transmission. Plus sera grande la proportion d'insectes vecteurs, atteignant dans une population donnée, cet âge épidémiologiquement dangereux, plus élevé sera le potentiel de transmission de cette population.

— Les déplacements que l'insecte ou la population vectrice sera capable d'effectuer afin de réaliser le contact entre le réservoir de virus ou de parasites d'une part, le récepteur d'autre part.

Ces deux données sont également essentielles dans le domaine de la lutte où il est indispensable de savoir combien de temps vivent les populations auxquelles on s'attaque et quelles sont les interférences de ces populations avec les populations voisines susceptibles de réinfester les zones soumises au traitement.

En outre sur le plan de la recherche fondamentale ces notions de longévité et de déplacements interviennent directement sur la dynamique des populations d'insectes et Ross, dès 1905, écrivait : « The number of gnats (or any animal) within an area must always be a function of four variables: the birth-rate and death-rate within the area and the immigration and emigration into and out of it ».

L'étude de la longévité, et celle, surtout du cycle gonotrophique n'ont été que trop rarement menées dans la nature. Elles ont surtout fait l'objet d'observations de laboratoire effectuées, soit sur des femelles d'élevage, soit sur des femelles capturées gorgées dans la nature et qui étaient ensuite placées en observation jusqu'à la fin de la digestion de leur repas de sang.

Divers facteurs, nous le verrons, influent sur la durée du cycle gonotrophique et plus particulièrement sur la digestion du repas de sang. Les uns sont d'origine climatique (température et humidité), les autres sont liés au comportement des femelles. Si les différences de température entre le laboratoire et les divers lieux de repos dans la nature peuvent n'avoir qu'une faible amplitude, il est par contre difficile d'apprécier dans quelle mesure les conditions de milieu qui sont offertes aux femelles captives ne modifient pas leur comportement. L'absorption de jus sucrés par ces femelles retarde leur oviposition, mais cette observation n'apporte que peu de renseignements sur le déroulement éventuel et la fréquence d'un tel phénomène dans la nature. D'autre part, même en l'absence de ce repas non sanguin, il n'est guère aisé d'apprécier correctement la durée de temps s'écoulant entre la fin de la digestion et la ponte, car la mise en place d'un pondoïr dans une cage de dimensions réduites, risque de déclencher prématurément le réflexe de ponte. Il en va de même pour la prise du prochain repas de sang, dont la date peut être avancée par l'introduction d'un animal dans la cage où viennent de pondre les femelles.

Afin d'éviter ces erreurs possibles, il nous a paru préférable d'étudier simultanément, dans la nature, la longévité et les déplacements, en utilisant des moustiques marqués avec des poudres fluorescentes.

2. METHODES DE TRAVAIL.

2.1. Rappels bibliographiques.

2.1.1. PRINCIPE DES METHODES UTILISEES.

Seuls des individus d'âge connu permettent d'apprécier la longévité d'une population de la manière la plus précise. L'étude de ses déplacements n'est possible que par le repérage des individus issus d'un point déterminé. Aussi l'utilisation du marquage permet-elle une étude conjointe de ces deux problèmes.

Dans le cas des diptères dont la phase pré-imaginale se déroule en milieu aquatique, la longévité peut être déterminée, en l'absence de marquage, par l'arrêt, à un moment précis, de la production du gîte larvaire d'où sont issus les individus destinés à cette étude.

S'il n'est pas fait appel au marquage, les déplacements des insectes peuvent être étudiés lorsqu'aucune confusion sur leur origine n'est possible. C'est le cas notamment des gîtes uniques et isolés.

Si ces deux méthodes présentent sur le marquage, l'avantage de ne nécessiter aucune manipulation des insectes, elles ne peuvent apporter d'informations que

sur les déplacements ou la longévité, et non sur la durée du cycle gonotrophique. De plus, elles ne sont pas toujours facilement applicables, en particulier dans le cas de *C.p.fatigans* dont les gîtes sont habituellement très nombreux. Aussi, pour cette espèce, le marquage a-t-il été utilisé plus communément.

Dans l'exposé des méthodes utilisées par les différents auteurs ayant abordé l'étude des problèmes de longévité et de déplacements des moustiques adultes, nous distinguerons donc les techniques de marquage, susceptibles d'apporter des informations dans ces deux domaines, et les méthodes particulières à l'étude du déplacement.

2.1.2. MARQUAGE DES MOUSTIQUES.

Il existe dans la littérature de nombreuses références consacrées au marquage des moustiques. Beaucoup d'entr'elles ont été citées par SOUTHWOOD (1966, p. 57 et suivantes) dans un travail qu'il a effectué sur les méthodes utilisables en écologie. Aussi dans notre exposé, ne citerons-nous qu'un nombre limité de références, intéressant le plus d'espèces de moustiques et de zones géographiques possibles.

2.1.2.1. Utilisation des radio-isotopes.

De très nombreux auteurs ont utilisés les radio-isotopes pour étudier la longévité, le comportement et surtout les déplacements de diverses espèces de moustiques. Leurs travaux ont fait l'objet de deux articles de synthèse (BRUCE-CHWATT, 1956 et ROULE, 1963).

Les moustiques peuvent être marqués, soit à l'état larvaire, soit lorsqu'ils sont adultes.

Le marquage des adultes s'effectue habituellement par incorporation des radio-isotopes à la nourriture (SHEMANCHUK *et al.*, 1953 ; EDDY *et al.*, 1962). L'appréciation de la distance parcourue se fait, soit par captures à différentes distances du lieu de marquage, soit par repérage des éléments radio-actifs contenus dans les excréments déposés au cours des déplacements.

Cette méthode n'a cependant pas permis d'obtenir des résultats intéressants et la plupart des auteurs lui préfèrent le marquage des larves.

Une quinzaine de radio-isotopes se prêtent au marquage des insectes (ROULE, 1963), mais c'est surtout le phosphore 32 qui a été le plus utilisé pour le marquage de différentes espèces de moustiques des Etats-Unis : *Aedes taeniorhynchus* Wiedemann, 1821 (PROVOST, 1952), *Psorophora confinis* Lynch Arribalzaga, 1891 et *Psorophora discolor* Coquillett, 1930 (QUATERMAN *et al.*, 1955), *Culex quinquefasciatus* Say, 1823 (= *fatigans* Wied.) (FAX *et al.*, 1959), *Culex tarsalis* Coquillett, 1896, *Culex peus* Speiser, 1904 et *Aedes dorsalis* Meigen, 1830

(EDDY *et al.*, 1962). Ce radio-isotope a encore permis de marquer d'autres espèces : *Aedes communis* De Geer, 1776 (JENKINS et HAUSSET, 1951) et *Aedes flavescens* Müller, 1764 (SHEMANCHUCK *et al.*, 1955) au Canada, *Anopheles stephensi mysorensis* Sweet et Rao, 1937 en Iran (QURAISHI *et al.*, 1966), *C. p. fatigans*, en Birmanie (LINQUIST *et al.*, 1967).

L'emploi du Cerium 144 a été recommandé par QUAN *et al.* (1957) qui ont mis l'accent sur la grande durée de sa demi-période (282 jours).

Pour ne pas se limiter à un lâcher unique d'individus marqués avec un seul élément, certains auteurs ont utilisé deux radio-isotopes. Le phosphore 32 et le soufre 35 ont ainsi permis l'étude de la portée de vol et de la longévité d'*Anopheles gambiae* s.l. en Afrique de l'Est (GILLIES, 1961), de l'éthologie et de la physiologie comparée des espèces A et B de ce complexe, à Madagascar (CHAUVEY, 1969), de la dispersion et de la portée de vol d'*Anopheles sergenti* Theobald 1907, en R.A.U. (ABDEL-MALEK et ABDEL-AAL, 1966).

BRUCE-CHWATT (1950) a marqué des populations d'*Aedes aegypti* Linné, 1762 avec du radiophosphore (^{32}P) et du radio-strontium (^{89}Sr) pour évaluer la portée de vol de ce moustique, en Afrique de l'Ouest.

2.1.2.2. Autres méthodes de marquage.

Le marquage par colorants s'effectue sur les adultes et a été utilisé pour la première fois par ZETEK (1913, *in* BATES, 1949). Ces colorants peuvent s'appliquer soit sur des individus destinés à être repérés, chacun séparément, soit sur des colonies.

GILLIES (1961) et MACDONALD *et al.* (1968) ont utilisé la première méthode pour marquer, l'un *A. gambiae* s.l., l'autre *C. p. fatigans*.

La deuxième méthode, quoique moins précise, est plus rapide et permet donc le marquage d'un nombre plus élevé de moustiques.

AFRIDI et ABDUL MAJID (1938), à Delhi, ont marqué *C.p.fatigans* avec des poudres d'argent. Les poudres d'or ont été utilisées pour étudier la portée de vol d'*Anopheles maculatus* Theobald, 1901 (WALLACE, 1939) et celle d'*A. sergenti* (SHAPIRO *et al.*, 1944). VISWANATHAN *et al.*, (1945) ont utilisé tantôt l'une, tantôt l'autre de ces poudres pour apprécier le comportement d'*Anopheles fluviatilis* James, 1902.

Les produits fluorescents ont retenu l'attention de nombreux auteurs, que ce soit la rhodamine B utilisée pour marquer *Anopheles quadrimaculatus* Say, 1824 (ZUKEL, 1945) et *Aedes squamiger* Coquillett, 1902 (AARONS *et al.*, 1951) ou diverses poudres colorées qui ont permis d'étudier la dispersion de *Culex tritaeniorhynchus* Giles, 1901, au Japon (WADA *et al.*, 1969) ou la portée de vol d'*A. gambiae* s.l. en Haute-Volta (DAVIDSON *et al.*, 1969).

Signalons également que la portée de vol et la longévité d'*Anopheles albitarsis domesticus* Galvao et Damasceno, 1944, ont pu être déterminées par des lâchers et captures de moustiques marqués au bleu de méthylène (CORREA *et al.*, 1950). IVANOVA (1942) a également utilisé ce produit pour effectuer une étude analogue sur *Anopheles maculipennis* Meigen, 1818.

Les opérations de marquage s'accomplissent habituellement au laboratoire. Signalons cependant que NEWHOUSE (1953), pour réduire au maximum les manipulations des moustiques a marqué des individus sauvages, en pulvérisant le colorant sur les lieux de repos des adultes, dans une zone où ils étaient présents en très grand nombre. Cette méthode, cependant, présente l'inconvénient de ne pas toujours permettre le marquage de tous les moustiques d'un gîte donné (AARONS *et al.*, 1951).

2.1.2.3. Pourcentages de recaptures.

L'exploitation des résultats d'expérimentations menées avec des moustiques marqués, est toujours entravée par le fait que leur recapture ne fournit habituellement qu'un très petit nombre d'individus. BONNET et WORCESTER (1946) étudiant les déplacements d'*Aedes albopictus* Skuse, 1894, ont récolté 33,3 % des moustiques marqués au point de capture le plus proche de la zone de lâcher et 0,09 % seulement au point le plus éloigné. Le pourcentage moyen de recapture, 3,8 %, est relativement élevé si on le compare avec les résultats rapportés par d'autres auteurs. Il est vrai que les distances parcourues par les moustiques lors de cette expérimentation étaient très faibles, 200 yards environ (183 m).

Lorsque les déplacements sont plus importants, ce pourcentage diminue considérablement. Il était de 0,1 % dans les récoltes d'*Ae. aegypti* effectuées par BRUCE-CHWATT (1950) au Nigéria. Chez *C. p. fatigans* les pourcentages de capture ont été de 0,14 % et 0,042 % à l'issue de deux lâchers effectués dans la ville de Rangoon, pour étudier la « dispersion » de cette espèce (LINQUIST *et al.*, 1967). Sur 3 millions de *Ae. taeniorhynchus* lâchés près de Savannah (U.S.A.), 444 individus seulement (415 femelles et 29 mâles) ont été capturés, soit un pourcentage de 0,0148 % (ELMORE et SCHOOF, 1963).

2.1.3. AUTRES MÉTHODES D'ÉTUDE DU DÉPLACEMENT DES MOUSTIQUES.

2.1.3.1. Captures d'adultes à certaines distances d'un gîte donné.

Comme nous l'avons déjà indiqué, cette méthode ne peut s'appliquer qu'au cas de moustiques issus d'un

gîte unique situé dans une région déterminée. Dans les régions tropicales, en particulier, son emploi est habituellement limité à la saison sèche, lorsqu'ont disparu toutes les petites collections d'eau temporaires. Les captures peuvent être effectuées par diverses méthodes dans les lieux de repos, ou par l'emploi de pièges lumineux en un point donné. Il a été ainsi possible d'apprécier la portée de vol de diverses espèces d'anophèles et notamment : *Anopheles funestus* Giles, 1900 (DE MEILLON, 1934 ; HAMON *et al.*, 1956), *Anopheles superpictus* Grassi, 1899 (DE BURCA, 1939). Ces captures peuvent avoir lieu à différentes distances du gîte larvaire, cette méthode apportant habituellement des informations sur l'importance des déplacements chez une espèce donnée. Elle a été en particulier utilisée aux Etats-Unis pour l'étude d'*Anopheles walkeri* Theobald, 1901 (BANG *et al.*, 1943), d'*Anopheles quadrimaculatus* Say, 1824 (HUFFAKER et BACK, 1945) et de deux espèces de moustiques de rizières : *Psorophora confinnis* et *P. discolor* (WHITEHEAD, 1957).

Afin d'éviter toute confusion sur l'origine des adultes, HORSFALL et PORTER (1947) ont déterminé la portée de vol d'*Anopheles punctulatus* Dönitz, 1901, en arrêtant par mazoutage, la production d'un gîte larvaire et en observant la réduction de population qui s'ensuivait, à une certaine distance de ce gîte.

2.1.3.2. Manifestations indirectes de la présence des moustiques en un point donné.

Cette méthode est voisine de la précédente et a surtout été appliquée aux anophèles. La présence de cas de paludisme dans une zone où n'existent pas de gîtes larvaires, constitue une preuve du déplacement des espèces vectrices entre le point où elles se sont développées et celui où elles ont transmis la maladie, comme l'ont observé AFRIDI et MAJID (1938 b) chez *Anopheles stephensi* Liston, 1901 et COLLESS (1953) chez *Anopheles balabacensis* Baisas, 1936.

Une telle méthode ne peut cependant donner d'indications sur la portée de vol moyenne de l'espèce étudiée que si des opérations de contrôle amènent un abaissement du taux de l'endémie, comme ce fut le cas aux Nouvelles Hébrides, avec *Anopheles farauti* Laveran, 1902 (DAGGY, 1945). En Asie du Sud-Est, au contraire, la persistance de la maladie dans des zones où avaient été entreprises de telles opérations sur une profondeur d'un demi-mille prouvait que la portée de vol d'*Anopheles maculatus* Theobald, 1901 était supérieure à cette distance (HOLMES, 1939 ; STRAHAN, 1940).

2.1.3.3. Utilisation de pondoires-pièges.

Cette méthode n'est applicable qu'au cas particulier de moustiques pondant sur des surfaces réduites.

Elle a été utilisée en Israël par WOLFINSOHN et GALUN (1953), pour étudier la portée de vol d'*Ae. aegypti*. Dans une région inhabitée, où cette espèce n'était pas présente à l'état sauvage, ces auteurs ont placé, à différentes distances d'un point de lâcher donné, des jarres dont l'intérieur était tapissé de papier filtre et contenait une certaine quantité d'eau. Les œufs recueillis dans ces jarres, avaient fourni des indications sur la vitesse et l'amplitude des déplacements effectués par des femelles de cette espèce, libérées à l'état gravidé.

2.2. Méthodes utilisées dans le présent travail.

2.2.1. ORIGINE ET MARQUAGE DES MOUSTIQUES LACHÉS.

Dans des études de « dispersion » l'emploi des animaux de laboratoire doit être évité dans la mesure du possible (SOUTHWOOD, 1966, p. 256). En effet, RUSSEL *et al.* (1944) ont observé que des moustiques récoltés dans la nature semblaient parcourir de plus grandes distances que ceux élevés au laboratoire. Le même principe est également valable pour des études sur la longévité, comme l'a prouvé GILLIES (1961), avec *A. gambiae* s.l. en Tanzanie. Les conditions dans lesquelles un animal est élevé en laboratoire diffèrent considérablement de celles que lui offre le milieu dans lequel il vit, et notamment du point de vue de la nourriture qui influe sur certaines caractéristiques de l'adulte.

Aussi, avons-nous récolté des formes pré-imaginales de *C.p. fatigans* dans des puisards, qui, à Bobo-Dioulasso, constituent les gîtes principaux de l'espèce. Seules les nymphes étaient retenues, après avoir été séparées des larves par immersion dans de l'eau à basse température, contenue dans un entonnoir : les premières demeurent à la surface de l'eau, alors que les secondes descendent au fond de l'entonnoir. Les nymphes étaient ensuite placées dans des cages d'éclosion. Les adultes étaient transférés, avant le lâcher, dans des boîtes cylindriques (à raison de 2.000 moustiques environ par boîte) dont l'une des ouvertures était fermée par du tulle moustiquaire.

Les colorants utilisés pour le marquage étaient des poudres fluorescentes à la lumière ultra-violette. A l'aide d'une pissette, ces poudres étaient projetées aussi légèrement que possible à l'intérieur des boîtes, à travers le tulle moustiquaire.

SOUTHWOOD (1966, p. 57 et 58) considère que le marquage ne doit affecter ni le comportement ni la longévité de l'insecte, et qu'il doit persister durant sa vie entière. Aussi avons-nous vérifié ces deux derniers points au laboratoire, et relâché nos moustiques dans des conditions susceptibles de modifier le moins possible leur comportement.

2.2.2. VÉRIFICATION DES MÉTHODES UTILISÉES.

2.2.2.1. Longévité des moustiques marqués et rémanence du colorant.

Principes de la méthode suivie. Deux séries d'individus différent par le mode de triage ont été étudiées. Chaque série comprenait un lot témoin et 4 lots d'individus marqués (un lot par couleur utilisée). Les moustiques constituant chaque lot étaient placés (après le marquage pour les individus colorés) dans une boîte cylindrique dont l'intérieur était tapissé par du papier filtre. Ils étaient nourris avec du jus sucré dont un tampon était placé à l'une des extrémités de la boîte. Les individus morts étaient retirés tous les jours, et nos observations se sont poursuivies jusqu'à extinction complète de chaque lot.

Résultats. Aucune différence significative n'a été observée entre les différentes catégories de femelles, colorées ou non colorées, issues de nymphes triées à la pipette ou à basse température. Les pourcentages de mortalité aux différentes dates de la mise en observation pouvaient dans tous les cas se mettre en parallèle. Chez les mâles par contre, dans les premiers jours de la mise en observation, la mortalité des témoins était légèrement plus élevée chez les individus issus de nymphes triées à la pipette que chez ceux provenant de nymphes recueillies à basse température. Les mâles colorés ne présentaient pas de différences avec les témoins triés par cette dernière méthode. Certaines femelles avaient vécu plus de 20 jours. Chez toutes, le colorant était encore visible. Dans aucun cas la longévité des mâles ne dépassait 15 jours. Ici aussi, les individus les plus âgés pouvaient être facilement identifiés par le colorant encore présent sur leur thorax.

Nous pouvons donc en conclure que le marquage par poudres colorées, n'avait pas altéré la longévité des moustiques que nous avons mis en liberté, et que les colorants utilisés persistaient pendant toute la durée de leur vie.

2.2.2.2. Comportement des moustiques marqués.

Nous avons vérifié si les moustiques marqués avaient un comportement sexuel normal à l'égard des individus non marqués.

De jeunes femelles marquées, âgées de quelques heures, ont été placées dans une cage contenant un nombre égal de mâles non marqués. Mâles et femelles sont restés en présence durant 5 jours. 25 femelles marquées ont été alors disséquées. Elles avaient été toutes fécondées. De plus l'accouplement entre les femelles et les mâles n'avait pas entraîné le moindre dépôt de

colorant sur le corps de ces derniers, comme l'avait montré l'examen minutieux d'une trentaine d'individus.

L'observation inverse avait été effectuée avec des femelles vierges non marquées, qui avaient été mises en présence de mâles colorés. La dissection de 25 de ces femelles devait montrer que 24 d'entre elles avaient été fécondées. Une seule était encore vierge, ce que nous attribuons d'ailleurs au fait que dans cette expérience, le nombre de mâles utilisés (65) avait été plus faibles que celui des femelles (82). Une femelle fécondée présentait sur une de ses soies thoraciques un granule légèrement réfléchissant aux rayons ultra-violets, mais d'une nature différente, cependant de nos poudres colorées. Nous en avons conclu que dans ce cas également, l'accouplement n'entraînait pas de dépôt de colorant sur le corps des femelles.

2.2.3. LACHER DES MOUSTIQUES.

2.2.3.1. Mode opératoire.

Les puisards de Bobo-Dioulasso ont déjà été décrits dans un précédent travail (SUBRA, 1970). Nous rappellerons que la surface de l'eau n'affleure pas toujours au niveau du sol et que l'ouverture de ces puisards peut être plus ou moins obstruée par les objets les plus divers. Aussi pour créer des conditions aussi voisines que possible de celles que rencontrent les jeunes moustiques à l'éclosion, nous n'avons pas effectué de lâchers directs dans la nature. Les boîtes contenant les adultes marqués étaient déposées au fond d'un grand fût métallique, haut de 1 mètre environ, et ayant un diamètre de quelques dizaines de centimètres. L'ouverture de ce fût était partiellement obstruée par des tôles et des nattes usagées.

Nous procédions au lâcher proprement dit, c'est-à-dire à la mise en liberté des moustiques une demi-heure environ avant la tombée de la nuit. A leur éclosion, les adultes de *C. p. fatigans* ne quittent pas immédiatement le gîte, mais ils se reposent durant un certain temps sur les parois du gîte. Le départ a lieu de façon massive, aussi bien pour les mâles que pour les femelles, à la tombée de la nuit (DE MEILLON et SEBASTIAN, 1967 ; YASUNO et HARINASUTA, 1967). Un lâcher effectué à ce moment ou à une heure plus avancée de la nuit aurait donc modifié le comportement des individus qui auraient été portés à se disperser immédiatement après le lâcher. Ce risque était évité par la libération des moustiques, quelques dizaines de minutes avant la tombée de la nuit.

2.2.3.2. Age des moustiques lâchés.

Étudiée sous l'angle de la longévité et des déplacements, la vie des femelles de moustiques peut se

diviser en deux parties, de durée très inégale : avant et après le premier repas sanguin. A l'émergence, en effet la femelle ne se gorge pas de sang immédiatement. Son premier déplacement n'aura donc pas la même signification que les déplacements suivants, comme l'ont montré plusieurs auteurs dont nous rappellerons ultérieurement les travaux. Lorsqu'elle est susceptible de se gorger, la plupart des vols auront en effet pour but, soit la recherche d'un hôte, soit celle de lieux de ponte ou de repos. Au cours des cycles gonotrophiques successifs, les ovarioles passeront par des stades divers, semblables d'un cycle à l'autre, mais différents de ceux décrits à l'émergence.

La période de la prise du premier repas sanguin divise donc la vie des femelles en deux périodes bien différentes.

Le lâcher des adultes doit dans ces conditions être effectué avec des individus très jeunes, afin de modifier le moins possible leur comportement. Il est bien évident qu'une femelle lâchée au moment où elle doit se gorger, ou plus tard, recherchera très rapidement un hôte favorable et aura donc un comportement particulier différent sans doute de celui d'une femelle plus jeune, au moins du point de vue du déplacement.

De MEILLON *et al.* (1967 *a*) ont montré que les adultes de *C. p. fatigans* quittaient les gîtes larvaires de façon massive, au coucher du soleil. Il s'agissait de jeunes individus venant d'éclore et d'autres plus âgés, ayant éclos la nuit précédente, après ce départ massif.

Pour tenir compte de ces données et éviter, comme nous l'avons déjà mentionné, toute modification par trop importante du comportement des moustiques, nous n'avons utilisé pour nos lâchers que des individus ayant éclos depuis la veille, après le coucher du soleil et durant la nuit suivante et le jour de nos lâchers. Leur âge était donc compris entre 2-3 heures et 19-20 heures.

Nous avons également relâché de petites quantités de femelles plus âgées (entre 30 et 40 heures) destinées à nous apporter des informations sur la date de la prise du repas sanguin. Notre but était de vérifier si les femelles âgées de moins d'un jour au moment du lâcher et ces femelles plus vieilles prenaient leur repas de sang à un âge identique.

2.2.3.3. Nombre de moustiques lâchés.

Trois lâchers, dont les buts seront exposés ultérieurement, ont été effectués durant la saison des pluies de l'année 1969 (juillet, août, septembre). Les deux premiers ont eu lieu dans la ville même de Bobo-Dioulasso, le troisième au dehors, en zone rurale.

Trois séries de moustiques, chacune correspondant à une couleur différente composaient chacun des deux

premiers lâchers, qui étaient effectués au rythme d'une série par jour.

Les quantités d'adultes libérés étaient respectivement de 8 000, 10 000 et 12 000 sujets (soit un total de 30 000) lors du premier lâcher et de 8 000, 12 000 et 16 000 sujets (soit un total de 36 000) lors du deuxième lâcher.

Les individus âgés dont il a été fait mention précédemment ont été également libérés au cours de ces deux lâchers.

La sex-ratio de ces moustiques était équilibrée.

Le troisième lâcher a été fait en deux jours. 5 000 moustiques ont été mis en liberté le premier jour, 20 000 le deuxième. Malheureusement un très violent orage avait perturbé notre expérimentation le deuxième jour, quelques dizaines de minutes après la libération des moustiques, et de nombreux individus avaient été noyés avant d'avoir quitté le fût, ce qui explique sans doute la faiblesse de nos chiffres de recapture.

2.2.4. RECAPTURES DES MOUSTIQUES MARQUÉS.

2.2.4.1. Différents types de captures.

La ville de Bobo-Dioulasso constitue un milieu très homogène. La végétation y est rare et limitée à quelques arbres, essentiellement des manguiers. Les habitations sont construites autour d'une cour centrale et l'ensemble constitue une « concession ». Ces concessions sont mitoyennes et très peu différentes les unes des autres, tant du point de vue de la superficie que de l'aspect général. Les rues du quartier où nous avons opéré sont rectilignes et de largeur à peu près constante, à l'exception d'un boulevard, large de plusieurs dizaines de mètres, qui traversait notre zone de capture (figure 1).

Les déplacements des moustiques ont été étudiés sous deux aspects différents. Nous avons tenté de déterminer, d'une part la portée de vol, d'autre part les modalités du déplacement dans un tel milieu qui est caractérisé par son homogénéité et par le fait que sur un espace très réduit, les moustiques ont à leur disposition des lieux de repos, de nombreux hôtes sur lesquels les femelles peuvent se gorger, et des gîtes où elles peuvent pondre. De telles données sont susceptibles de limiter considérablement les déplacements destinés à satisfaire les divers besoins physiologiques des insectes.

Deux lâchers, nous l'avons dit ont été effectués dans un quartier central de Bobo-Dioulasso.

Les captures qui ont suivi l'un de ces lâchers devaient nous permettre de vérifier si les déplacements des moustiques, à partir du point de lâcher, étaient orientés, ou s'ils s'effectuaient au hasard. Nos captures ont donc été effectuées dans toutes les habitations situées

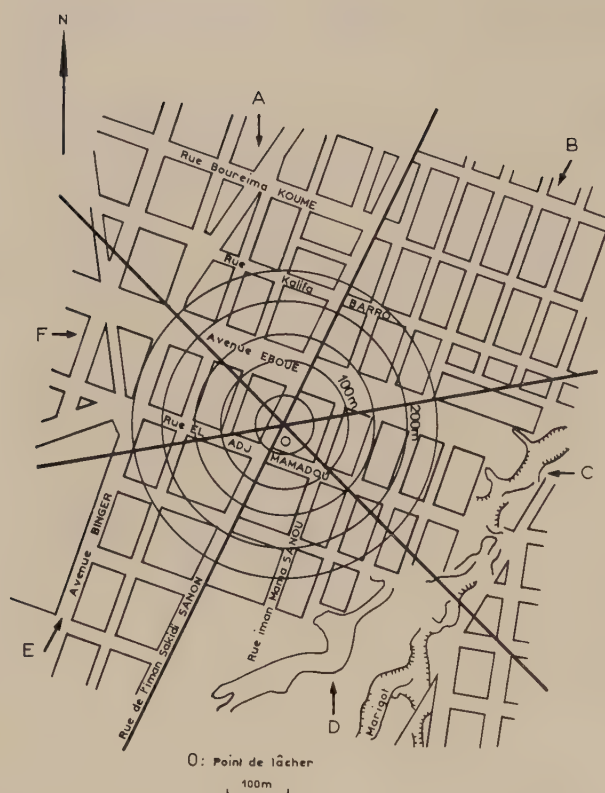


FIG. 1. — Etude des déplacements de *C. p. fatigans* dans la ville de Bobo-Dioulasso. Première expérimentation. (Chacune des figures géométriques représente un ensemble de concessions mitoyennes).

sur des cercles concentriques de rayon variable (50 m, 100 m, 150 m, 200 m, 250 m) ayant comme centre, le point de lâcher des moustiques (figure 1).

L'autre lâcher avait pour but de nous apporter des informations sur la portée de vol des insectes. Les captures ont été effectuées sur un secteur dont le centre était constitué par le point de lâcher et dont le rayon mesurait 900 m environ. Les captures n'ont pas couvert la totalité du secteur mais certaines portions seulement (figure 2) : du centre du secteur jusqu'à 300 m, de 400 à 500 m, de 600 à 700 m, de 800 à 900 m.

Chez les insectes, le milieu, comme l'ont montré de nombreux auteurs influe considérablement sur les déplacements quelle que soit leur nature. En milieu urbain les besoins physiologiques des moustiques peuvent être satisfaits par des déplacements relativement courts. Il est donc difficile de déterminer, dans ces conditions, les réelles possibilités de vol des insectes. Aussi un troisième lâcher a-t-il été effectué hors de Bobo-Dioulasso, en milieu rural, en un point inhabité, situé sur le bord de la route reliant Bobo-Dioulasso à Ouagadougou.



FIG. 2. — Etude des déplacements de *C. p. fatigans* dans la ville de Bobo-Dioulasso. Deuxième expérimentation. (Chacune des figures géométriques représente un ensemble de concessions mitoyennes).

En ce point venaient s'achever deux collines qui bordaient cette route. Au-delà dans la direction où avaient été effectuées nos captures, leur succédait une étendue au relief très émaillé.

Les zones de captures les plus proches étaient situées à 800 mètres de ce point de lâcher, les plus éloignées à 5,5 km. Elles sont décrites dans le tableau 11 (paragraphe 4.2.2.) où sont condensées les données relatives à cette observation.

2.2.4.2. Validité des captures en milieu urbain.

Etant donnée l'importance des déplacements accomplis par de nombreuses espèces de moustiques, est-il possible de considérer que les individus marqués, récoltés à des distances relativement courtes du point de lâcher, sont représentatifs de la population relâchée ? En d'autres termes, les moustiques des zones de capture précédemment décrites ne constitueraient-ils pas seule-

ment la fraction de la population ayant effectué les déplacements les plus courts, alors que la plus grande partie de cette population aurait déjà quitté ces zones dans les heures suivant le premier vol ?

Cette hypothèse supposerait évidemment une répartition homogène des moustiques sauvages dans la ville de Bobo-Dioulasso. Or, au cours d'une expérience de contrôle, effectuée à l'aide de larvicides dans un quartier de surface réduite, nous avons pu observer une baisse très sensible des densités adultes, aussi bien chez les individus récoltés de jour à l'intérieur des habitations que chez ceux piquant l'homme dans la nuit (SUBRA *et al.* 1970). Bien que située à la périphérie de la ville, notre zone de traitement n'en était pas moins mitoyenne des autres quartiers non traités. Si la portée de vol moyenne avait été de plusieurs centaines de mètres ou de quelques kilomètres, une telle baisse des densités n'aurait pas été enregistrée dans la surface traitée, ce qui prouve bien que la majorité des moustiques issus d'un gîte donné s'en éloigne assez peu, et que les adultes récoltés dans nos zones de capture étaient bien représentatifs de l'ensemble de la population lâchée.

2.2.4.3. Rendement des captures effectuées en milieu urbain.

Les récoltes dans les habitations situées sur les cercles précédemment décrits (chapitre 2.2.4.1.) ont fourni un total de 404 moustiques (150 mâles et 254 femelles) représentant 1,3 % du total des individus mis en liberté au cours de ce lâcher.

Dans le secteur où était étudiée la portée de vol de l'espèce, 188 moustiques (74 mâles et 114 femelles) ont été capturés. Nous incluons dans ce résultat les individus récoltés hors du secteur en vue de l'étude du cycle gonotrophique. L'ensemble représente 0,5 % des moustiques lâchés.

Ces rendements, bien que peu élevés sont cependant très satisfaisants, si on les compare avec ceux obtenus par d'autres auteurs, et en particulier LINDQUIST *et al.* (1967).

2.2.5. EXAMEN ET DISSECTIONS DES MOUSTIQUES AU LABORATOIRE.

Tous les moustiques récoltés au cours de cette étude ont été examinés à l'aide d'une lampe à rayons ultra-violets, ce qui a permis de séparer les individus marqués des non marqués.

Les femelles étaient classées suivant leur stade de réplétion et, après dissection, suivant leur stade ovarien. 4 stades de réplétion ont été distingués : à jeun, gorgé, semi-gravide et gravide. Dans le cas des femelles à jeun et gorgées, nous avons également tenu compte du stade

ovarien pour avoir plus d'informations. Cette classification en fonction des stades ovariens a déjà été décrite dans un précédent travail (SUBRA, 1970). Rappelons brièvement que les follicules des femelles à jeun venant d'éclore sont au stade I ou I-II début. Lorsque ces femelles sont prêtes à piquer, ces follicules sont au stade II début. Trois stades ont été distingués chez les femelles gorgées : II début, II moyen, II terminal. Les stades III et IV correspondent aux femelles semi-gravides, le stade V aux gravides.

Une partie des femelles sauvages était disséquée pour l'étude de l'âge physiologique, déterminé par la méthode de POLOVODOVA (*in* DETINOVA, 1963, p. 76). Le funicule des ovarioles était examiné, les femelles pares étant caractérisées par la présence de reliques, les femelles nullipares par leur absence.

L'âge physiologique des femelles marquées était également déterminé par cette méthode, mais de plus, nous nous efforcions de compter le nombre exact de reliques chez chacune de ces femelles. Bien que couramment pratiquée par SAMARAWICKREMA (1967), il s'agit là d'une opération délicate nécessitant des délais importants et donc inapplicable à des dissections de masse. Dans ce cas particulier cependant, les femelles marquées, capturées quotidiennement, étaient relativement peu nombreuses. De plus le dénombrement des reliques présentait un grand intérêt, car il permettait de fixer le nombre de cycles gonotrophiques effectués, et leur durée afin d'en déduire le nombre de repas de sang pris par ces femelles. D'une manière générale, en effet, l'accomplissement d'un cycle gonotrophique ne nécessite qu'un seul repas de sang, la phase pré-gravide étant un phénomène limité (voir chapitre 3.2.1.1.).

Au moment de la ponte, le funicule des ovarioles se distend considérablement pour permettre le passage de l'œuf. Il ne recouvre sa dimension primitive qu'au bout d'un certain temps (24 heures environ). En saison des pluies, certaines des femelles de *C. p. fatigans* qui ont pondu en début de nuit, se gorgent quelques heures après. Chez ces femelles capturées le matin suivant, le funicule des ovarioles a donc encore la forme d'un sac, et il n'est pas possible de compter le nombre des reliques. Aussi les dissections des femelles marquées étaient-elles effectuées en fin d'après-midi. Les funicules des femelles ayant pondu la veille au soir avaient ainsi retrouvé un aspect presque normal, et dans certains cas, il était possible de compter le nombre des reliques.

Nous avons décrit successivement, dans ce paragraphe, nos conditions de travail, ainsi que les résultats obtenus au cours de nos séances de marquage.

Nous allons maintenant exploiter ces résultats dans deux domaines essentiels intéressant les insectes vecteurs et leur contrôle :

- la longévité ainsi que l'intervalle de temps entre les repas sanguins (cycle gonotrophique),
- les déplacements.

3. LONGEVITE.

3.1. Rappels bibliographiques.

3.1.1. CYCLE GONOTROPHIQUE.

3.1.1.1. Définitions.

Les auteurs expriment des avis différents quant à la définition du cycle gonotrophique.

Pour GILLIES *et al.* (1961), le cycle gonotrophique désigne « le laps de temps s'écoulant entre le repas de sang et la ponte ». Le Comité de Terminologie du Paludisme de l'O.M.S. (ANONYME, 1964), pour sa part, dénomme cycle gonotrophique « un cycle complet de développement ovarien chez le moustique femelle, allant du repas de sang à la ponte des œufs entièrement formés dans les conditions naturelles ».

DETINOVA (1963, p. 14) le définit comme la période s'écoulant entre le commencement d'un repas sanguin et le suivant. BEKLEMISHEV (*in* DETINOVA, *loc. cit.*) entend par « cycle gonotrophique » la période s'écoulant entre deux ovipositions successives. C'est une définition analogue qu'adopte également LE BERRE (1966, p. 43) dans son étude sur *Simulium damnosum* Theobald, 1903. Ces auteurs incluent donc dans le cycle gonotrophique la période s'écoulant entre la ponte et le repas de sang suivant. Une telle définition permet à notre avis une meilleure utilisation de la notion de cycle gonotrophique. Connaissant la durée du cycle d'une espèce, chez laquelle il y a concordance gonotrophique, il est possible de déduire immédiatement l'âge chronologique des femelles dont on a déterminé le nombre d'ovipositions. Une telle opération sera moins aisée par la seule connaissance de l'intervalle de temps séparant le repas de sang de la ponte.

Aussi adopterons-nous, pour notre part, dans la suite de cet exposé, les définitions retenues par DETINOVA (1963) et LE BERRE (1966), en excluant les travaux ayant trait à des espèces pouvant entrer en hibernation lorsque les conditions de milieu deviennent défavorables.

3.1.1.2. Valeur de la notion de cycle gonotrophique.

La détermination de l'âge chronologique par la connaissance du nombre et de la durée des cycles gonotrophiques n'est évidemment possible que dans la mesure où il n'y a pas autogenèse et où la concordance trophogonique caractérise la grande majorité des individus de la population étudiée.

L'autogénie est un phénomène bien connu décrit par ROUBAUD (1929) chez *Culex pipiens* Linné, 1758. C'est la possibilité pour une femelle de mûrir ses œufs sans prise de repas de sang. Nous n'avons pas trouvé dans la littérature de travaux relatifs à son existence chez *C. p. fatigans* en Afrique de l'Ouest, à l'exception d'une communication personnelle de MICHEL à HAMON *et al.* (1967). Cet auteur a observé le phénomène chez une population de *C. p. fatigans* originaire de la ville de Thiès (Sénégal).

Le terme de concordance trophogonique a été créé par SWELLEN GREBEL (1929). Il signifie qu'à chaque repas de sang doit correspondre un développement ovarien complet suivi d'une oviposition. Il est des cas où le premier repas amène seulement un début de développement des ovaires. Un deuxième repas sera nécessaire pour que s'achève leur maturation. Cette discordance entre le premier repas sanguin et le développement ovarien a reçu le nom de phase pré-gravide. Elle semble être assez fréquente chez les femelles d'*Anopheles funestus* Giles, 1900, en Afrique de l'Est (GILLIES, 1955). Son importance paraît beaucoup moins grande chez *C. p. fatigans*. PHIPPS (1957) attribue à son existence la forte proportion de femelles gorgées récoltées de jour dans les habitations, la prise d'un nouveau repas masquant les ovaires. En fait ce phénomène s'explique plus vraisemblablement par un comportement différent des femelles gorgées et gravides, les premières ayant une tendance endophile plus marquée que les deuxièmes (SUBRA, 1970). GILLIES (1963) a également rapporté des cas de phases pré-gravides chez cette espèce, mais ses observations avaient été effectuées en laboratoire sur un petit nombre d'individus seulement. Chez *C. p. fatigans* également, WATTAL et KALRA (1963) ont observé que la ponte ne suivait pas toujours un repas de sang unique. La proportion de femelles présentant une telle phase pré-gravide peut atteindre 40 % des individus gorgés, mais elle est indépendante de l'hôte. Cependant nous pensons qu'il faut mettre l'accent sur le fait qu'il s'agit là d'observations de laboratoire et qu'il est difficile d'en déduire les modalités du phénomène dans la nature. L'existence de cette phase a été observée aussi en Afrique de l'Ouest, mais elle est loin d'être la règle (SUBRA, 1970) et il n'en sera donc pas tenu compte.

3.1.1.3. Différentes phases du cycle gonotrophique.

BEKLEMISHEV (*in* DETINOVA, 1963, pp. 98, 134 et suivantes) distingue 3 phases dans le cycle gonotrophique.

— Première phase de BEKLEMISHEV.

Dans l'examen de cette phase, il convient de distinguer le cas des femelles nullipares de celui des pares. Dans le premier cas, cette phase couvre la période allant de l'émergence au premier repas sanguin. Dans le deuxième cas, elle va de l'oviposition au repas sanguin suivant.

Dans le cas des femelles nullipares, la durée de cette phase est au moins égale à l'intervalle de temps nécessaire pour que les ovaires atteignent le stade d'évolution auquel est habituellement pris le repas sanguin.

Dans le cas des femelles pares, cette durée peut être appréciée par l'examen du funicule des ovarioles. Lorsqu'une femelle de moustique vient de pondre, ce funicule est distendu et a la forme d'un sac étiré, comme nous l'avons déjà mentionné. Ce sac va se rétracter et seules subsisteront sur le funicule des ovarioles, des reliques de ponte attestant le passage des œufs. La détermination du temps nécessaire à la résorption de ces sacs peut donner une idée de la durée de cette phase du cycle gonotrophique, suivant qu'au moment de la prise du repas sanguin, les ovarioles des femelles capturées présentent des sacs ou de simples reliques.

Chez *Culex pipiens pallens* Coquillett, 1898, au Japon, à une température de 25 °C et une humidité relative de 80-90 %, cette résorption des sacs est complète au bout de 24 heures environ (HAYASHI et KURIHARA, 1965). Par cette méthode, ces deux auteurs ont pu observer que de nombreuses femelles prenaient leur repas de sang 15 heures environ après avoir pondu.

En Afrique de l'Est, les femelles d'*A. funestus* se gorgent 24 heures après la ponte, en saison chaude, contre quelques heures seulement en saison froide. La digestion du repas de sang s'effectuant plus rapidement en saison sèche, cette différence de comportement compense cette variation et a pour conséquence un cycle gonotrophique de durée à peu près constante durant toute l'année (GILLIES et WILKES, 1963).

En Afrique de l'Ouest, les femelles de *S. damnosum* prennent généralement leur repas de sang 24 heures environ après la ponte. Des variations saisonnières de durée de cette phase ont été observées en zone de savane, mais non en zone forestière où les variations de température sont de plus faible amplitude (Le BERRE, 1966, pp. 43 et 44).

— Deuxième phase de BEKLEMISHEV.

Durant la deuxième phase, le repas de sang sera digéré et au fur et à mesure que la digestion s'avancera, les ovarioles augmenteront de taille. L'œuf sera entièrement formé, prêt à être pondu lorsque s'achèvera cette phase. Sa durée est fonction de plusieurs facteurs

dont le plus important est sans conteste la température. Cette donnée est aussi bien valable pour les simuliés (Le BERRE, 1966, p. 45), les cérotopogonides (LINLEY, 1965), que pour les diverses espèces de moustiques. Les femelles de *C. pipiens* mûrissent leurs œufs d'autant plus lentement que la température de l'air est moins élevée (LACOUR, 1937, p. 79). Cette relation a été aussi observée dans le cas de *A. gambiae* s. l. par GILLIES (1953).

L'humidité relative semble aussi jouer un rôle sur la vitesse de digestion du repas sanguin. Cette vitesse sera d'autant plus lente que l'humidité est peu élevée (MAYNE, 1928).

La lumière pourrait également intervenir dans ce processus (in CLEMENTS, 1963, p. 154).

La durée de cette deuxième phase est conditionnée, au moins dans certains cas, par l'âge des femelles. Chez *S. damnosum*, Le BERRE (1966, pp. 45 et 46) a montré que le développement ovarien était plus rapide chez les femelles nullipares que chez les pares. Dans cette dernière catégorie, en effet, ce développement ne débute qu'une vingtaine d'heures après la prise du repas de sang et sa durée en est évidemment prolongée d'autant, par rapport aux femelles nullipares.

— Troisième phase de BEKLEMISHEV.

Elle représente l'intervalle de temps s'écoulant entre la fin de la maturation des follicules et l'oviposition.

La détermination de sa durée pose les mêmes problèmes que ceux rencontrés lors de l'étude de la première phase. Il est difficile d'extrapoler dans la nature les résultats d'observations de laboratoire.

Chez les femelles de *S. damnosum*, se trouvant à proximité des lieux de ponte de l'espèce, cette troisième phase n'excède pas 24 heures (Le BERRE, 1966, p. 49). Citant les travaux d'auteurs russes sur les anophèles, DETINOVA (1963, pp. 139 et 140) arrive à une conclusion identique.

C. p. fatigans a fait l'objet de deux intéressantes séries de travaux de la part de De MEILLON *et al.* (1967 b). Observant que cette espèce présentait deux pics d'oviposition, à la tombée de la nuit et au lever du jour, ils ont tenté de rattacher ce phénomène à une variation de la longueur du cycle gonotrophique chez les individus de cette espèce. Chez la plupart des femelles ayant pris leur repas de sang avant minuit, la ponte a lieu la troisième nuit suivante, avant le lever du soleil, c'est-à-dire deux jours plus tard environ. Les femelles s'étant gorgées après minuit pondent au début de la quatrième nuit suivant ce repas, soit environ trois jours plus tard. Leur cycle gonotrophique est donc sensiblement plus long, en concluent les auteurs, que celui des femelles se gorgeant au début de la nuit.

L'allongement de la troisième phase peut être dans certains cas plus important. De MEILLON *et al.* (1967 c) ont en effet observé que l'ingestion de jus sucré par des femelles effectuant la digestion de leur repas de sang, retardait considérablement (parfois de plusieurs jours) la date de l'oviposition. L'importance de ce phénomène est loin d'être théorique, car ces auteurs ont pu observer dans la nature, la prise de tels repas de jus sucré par de nombreuses femelles de *C. p. fatigans*.

3.1.1.4. *Durée du cycle gonotrophique.*

Elle est extrêmement variable avec les genres et les espèces, mais aussi avec la localisation géographique et les différentes saisons de l'année. Elle a fait l'objet de nombreux travaux dont certains d'ailleurs ne seront pas rapportés ici car, pour leurs auteurs, le cycle gonotrophique s'achève à la maturation complète des œufs et non à l'oviposition, et il n'est pas tenu compte de la première phase de BEKLEMISHEV.

En Tchécoslovaquie, le cycle tel que nous l'avons défini dure de 3 à 6 semaines chez *Aedes vexans* Meigen, 1830 (HAJKOVA, 1966). A Rangoon, il s'écoule en moyenne 66 heures (2,75 jours) entre le repas de sang et l'oviposition de *C. p. fatigans*, mais, nous l'avons indiqué ci-dessus, ce temps peut varier en fonction de l'heure à laquelle les femelles se sont gorgées (De MEILLON *et al.*, 1967 b). Les variations saisonnières sont ici extrêmement faibles étant donné que le climat est à peu près constant durant toute l'année. Au Cameroun, le cycle d'*A. funestus* a été évalué à 3 jours dans une zone d'altitude où les variations annuelles de températures sont minimales (MOUCHET et GARIOU, 1960).

3.1.2. LONGÉVITÉ.

Elle peut être déterminée, dans les deux sexes, par la capture d'individus marqués. Dans le cas des femelles, il peut être fait appel au calcul, lorsque sont connus la durée du cycle gonotrophique et le pourcentage de femelles paires et nullipares dans une population donnée (Coz *et al.*, 1961).

Nous exposerons seulement ici les résultats obtenus par application de la première méthode et mentionnerons uniquement la durée de vie maximum observée pour *C. p. fatigans*. FUSSELL (1964) a capturé des mâles durant les 12 premiers jours ayant suivi le lâcher, à l'exception d'un seul individu récolté 33 jours plus tard. La longévité maximum des femelles était de 20 jours. D'une façon générale d'ailleurs, la longévité des femelles, dans les autres espèces, est supérieure à celles des mâles.

3.2. Observations personnelles.

3.2.1. CYCLE GONOTROPHIQUE.

3.2.1.1. *Observations préliminaires effectuées au laboratoire.*

Elles avaient pour but, d'une part de nous fixer sur la possible existence de phénomènes d'autogénèse et de phase pré-gravide chez des individus capturés dans la nature, d'autre part de nous apporter des précisions sur deux points particuliers concernant le cycle gonotrophique : les délais s'écoulant entre l'émergence des femelles et le moment où elles sont susceptibles de piquer, la durée de la digestion du repas de sang chez des femelles gorgées au laboratoire et maintenues en captivité à des températures variant entre 25 °C et 27,3 °C, donc voisines de celles régnant dans les habitations.

— Autogénèse.

Des nymphes de *C. p. fatigans* ont été récoltées dans des puisards de Bobo-Dioulasso, en saison froide. Le développement pré-imaginal est alors plus lent qu'aux autres périodes de l'année et les chances d'observer de possibles cas d'autogénèse sont maximales. Les adultes issus de ces nymphes ont été placés dans des cages contenant du jus sucré et des bacs d'eau polluée, pour favoriser l'oviposition. Cette expérience a été renouvelée plusieurs fois, mais il ne nous a pas été possible d'observer la moindre ponte dans nos bacs. Aussi nous en concluons que l'autogénèse, dans la mesure où elle existe chez les *C. p. fatigans* de Bobo-Dioulasso, n'intéresse qu'une infime proportion d'individus.

— Concordance trophogonique.

Des femelles de *C. p. fatigans* gorgées ont été récoltées dans la nature, à différentes saisons de l'année et mises en observation au laboratoire. Chacune d'elles était placée dans un tube individuel renfermant un peu d'eau polluée. Trois à quatre jours plus tard, nous avons noté le nombre des femelles gravides ou ayant pondu, et le nombre de celles qui sans avoir déposé d'œufs étaient cependant à jeun.

Dans la plupart des cas, ces femelles avaient normalement mûri leurs ovaires et déposé des œufs. Seules quelques-unes d'entr'elles n'avaient pu mener leurs ovaires à maturation complète. En fin de saison des pluies cependant, sur 241 femelles gorgées mises en observation, 21 n'avaient pas pondu. Les follicules de leurs ovarioles étaient au stade II début, II moyen ou II terminal. Chez certaines d'entr'elles, dans un même

TABLEAU I
Etude en laboratoire de la maturation des ovaires des femelles nullipares de *C. p. fatigans*

Délais entre la prise du repas sanguin et la dissection	Nombre de femelles disséquées	Stade ovarien des femelles disséquées						
		IID	IIM	IIF	III	IV	V présentant des traces de sang	sans traces de sang
Moins de 10 heures	10	5	5					
10 à 23 heures ..	30		8	17	5			
28 à 43 heures ..	21				1	19	1	
43 à 56 heures ..	20					3	6	11
56 à 62 heures ..	41							toutes les femelles encore gravides

ovaire les follicules n'étaient pas tous à un stade uniforme, mais aux trois stades décrits ci-dessus. L'étude de l'âge physiologique de ces femelles devait révéler la présence d'individus pares et nullipares. La discordance trophogonique peut donc survenir à tout âge chez les femelles de *C. p. fatigans*.

Ce phénomène a probablement des causes multiples, les unes en rapport avec la vie pré-imaginale de la femelle les autres avec la quantité de sang ingéré. Un repas sanguin insuffisant (parce que la femelle a été dérangée pendant qu'elle se gorgeait) ne permet sans doute pas aux ovaires d'atteindre le stade V.

Il existe donc bien une discordance trophogonique chez les femelles de *C. p. fatigans* de Bobo-Dioulasso, mais elle ne touche qu'une faible proportion d'individus (inférieure à 10 %) et nous pensons pouvoir utiliser de façon valable les données fournies par l'étude du cycle gonotrophique pour déterminer l'âge chronologique de l'ensemble de notre population.

— Délais entre l'émergence et le repas de sang.

Rappelons que chacun des ovarioles des femelles gono-actives est constitué de deux follicules. Chaque repas sanguin, lorsqu'il n'y a pas de phase pré-gravide amène le développement du follicule inférieur. Le premier repas est pris lorsque ce follicule est au stade II début.

Dans les premières heures qui suivent l'émergence des femelles, l'ovariole est constitué d'une masse unique et il n'est pas possible de différencier les deux follicules. Chez les femelles âgées de 8 heures environ, cette différenciation est déjà commencée. Les deux follicules ont

une forme grossièrement sphérique. Le follicule inférieur auquel se limiteront maintenant nos observations, ne possède qu'un épithélium peu développé. Vingt heures après l'émergence, l'oocyte se différencie des cellules nourricières et l'épithélium est plus développé que précédemment. Chez les femelles ayant éclos depuis 40 heures, le follicule a pris une forme allongée et le vitellus est déjà visible dans l'oocyte. Soixante heures après l'émergence, ce vitellus est très apparent et le follicule est à un stade II (début), très caractéristique.

— Durée de la digestion du repas de sang.

Elle a été étudiée chez des femelles nullipares qui avaient été divisées en deux lots, et gorgées ensuite sur poulet. Les individus du premier lot avaient été nourris entre 18 et 24 heures, ceux du deuxième lot, entre 0 et 6 heures. Des dissections avaient été effectuées pendant que se poursuivait la digestion, et les observations avaient été arrêtées après que toutes les femelles aient atteint le stade gravide.

La vitesse de la digestion étant sensiblement identique quelle que soit l'heure de la prise du repas sanguin, les résultats concernant les deux lots ont été regroupés dans le tableau I. La digestion s'amorce très vite, puisque moins de 10 heures après le repas, les ovarioles de certaines femelles sont déjà au stade II moyen. Un jour plus tard plusieurs individus ont atteint le stade semi-gravide. Au bout de quarante heures environ, toutes les femelles ont atteint ou dépassé ce stade. Deux jours après on peut observer de nombreuses femelles gravides, mais certaines d'entr'elles présentent encore dans leur tube digestif des traces de sang digéré. Enfin soixante heures après s'être gorgées,

toutes les femelles sont au stade gravis et les traces de sang résiduel ont disparu. Certaines ont déjà pondu, les autres sont prêtes à le faire.

3.2.1.2. Observations de terrain effectuées avec les moustiques marqués.

Avant d'aborder ce paragraphe, nous rappellerons que les femelles de *C. p. fatigans* se gorgent essentiellement durant la nuit.

Pour cette étude, nous avons groupé dans le tableau 2, les résultats de récoltes effectuées à l'issue des deux lâchers.

Au moment du lâcher, un peu avant la tombée de la nuit, l'âge des femelles était compris entre 4 et 20 heures. Lorsqu'elles étaient capturées, dans la matinée du lendemain, leur âge était compris entre 20 et 36 heures, soit sensiblement un jour ou un jour et demi. Le lendemain, il était environ de deux jours, et ainsi de suite. Nous voyons donc que dans le tableau 2, l'âge des femelles est approximativement donné par la date de leur capture, par rapport au jour du lâcher.

Aucune des femelles capturées le premier jour n'avait pris de repas de sang. Les follicules étaient au stade I-II début et leurs oocytes ne présentaient pas trace de vitellus. Dans certains cas l'épithélium folliculaire n'était pas encore parfaitement visible.

Quelques rares femelles étaient encore à jeun le deuxième jour, mais la plupart d'entre elles avaient pris leur premier repas de sang. On peut donc estimer que ce repas intervient lorsque ces femelles sont âgées de deux jours environ. Les observations de laboratoire ont montré qu'à cet âge le stade II typique n'était pas encore atteint, mais que le vitellus était déjà présent dans l'oocyte.

Des femelles présentant des stades de réplétion divers ont été récoltées le troisième jour. La plupart d'entre elles étaient au stade semi-gravide. Il s'agissait selon toute vraisemblance de femelles ayant pris leur repas de sang un jour plus tôt. On peut admettre que les femelles gorgées faisaient partie des individus âgés de quelques heures au moment du lâcher et qu'elles ne s'étaient donc pas nourries la nuit précédente. La femelle à jeun présentait des follicules au stade II moyen. Ce stade d'évolution est très rare chez les individus à jeun. Aussi pensons-nous que cette femelle était passée par une phase pré-gravide, à la suite peut-être d'un repas insuffisant le jour précédent.

Chez les individus âgés de 4 jours, on rencontre quelques femelles semi-gravides et une majorité de gravides. La digestion du repas de sang dans la nature s'est ainsi effectuée en deux jours environ, c'est-à-dire dans des délais qui sont sensiblement égaux à ceux observés au laboratoire.

Les captures du cinquième jour sont caractérisées par un très grand nombre de femelles fraîchement gorgées. Leur dissection ainsi que celle des 2 femelles à jeun devait montrer qu'il s'agissait de femelles paresseuses dont le funicule présentait une relique. Cette observation est doublement intéressante, car d'une part elle nous renseigne sur la durée du premier cycle gonotrophique et d'autre part elle montre que la troisième phase de BEKLËMISHEV est relativement brève chez les femelles de *C. p. fatigans*, en saison des pluies. En effet si quelques-unes des femelles capturées gorgées le cinquième jour avaient pondu dans la matinée ou la journée du quatrième jour, les ovipositions les plus nombreuses avaient certainement eu lieu dans la soirée, comme c'est le cas général chez cette espèce. La prise du repas sanguin avait donc eu lieu quelques heures plus tard.

Le sixième jour, les femelles gorgées représentaient encore le plus fort pourcentage des individus capturés. Lors du premier cycle, la plupart des femelles avaient pris leur repas de sang le deuxième jour. Nous voyons qu'au cours du deuxième cycle cette prise semble s'étaler sur deux jours, à moins qu'il n'y ait chez certaines femelles un retard dans la digestion de ce repas comme LE BERRE (1966, p. 49) l'avait montré chez *S. damnosum*.

Quelques femelles gorgées présentant deux reliques folliculaires ont été récoltées le huitième jour. La durée minima du deuxième cycle peut donc être fixée à trois jours, mais il ne s'agit pas là d'une règle générale, puisqu'un plus grand nombre de femelles gorgées a été récolté le neuvième jour.

C'est le douzième jour que seront capturées des femelles présentant trois dilatations. La durée du troisième cycle était ici plus longue d'un jour, ce qui indiquerait que comme chez les simuliés, ce cycle est plus long de 24 heures chez les femelles âgées.

Les quantités de femelles capturées ayant ensuite considérablement diminué, et les dissections devenant plus délicates par suite du nombre croissant de reliques nous n'avons pu déterminer avec précision combien de cycles avaient été effectués par ces individus.

3.2.1.3. DIFFÉRENTES PHASES ET DURÉE DU CYCLE GONOTROPHIQUE.

Premier cycle.

Au laboratoire l'évolution ovarienne, de l'émergence au stade II début où sera pris le repas de sang, s'effectue en une soixantaine d'heures. Ce délai semble légèrement plus court dans la nature. Les femelles récoltées le jour suivant le repas de sang, sont gorgées dans leur grande majorité. Le lendemain la plupart d'entre elles sont semi-gravides, et gravides le troisième jour.

Etude de la longévité et de la durée des cycles gonotrophiques successifs effectués par des femelles marquées de *C. p. fatigans* récoltées dans la ville de Bobo-Dioulasso

TABEAU 2

Nombre de jours après le lâcher	Nombre de femelles disséquées	Stade de réplétion				Age physiologique non déterminé	Nullipares	Nombre de pares	Nombre maximum de reliques	Remarques
		à jeûn	gg	semi-gravides	gravides					
1	40	40					40			
2	70	3	67				70			
3	54	1	20	33		2	52			Les ovarioles de la ♀ à jeûn étaient au stade II moyen.
4	26		1	9	16	7	19			
5	27	2	22	2	1	4		23	1	Age physiologique d'une ♀ gorgée, des 2 semi-gravides et de la gravide non déterminé. Reliques comptées chez 22 ♀♀ seulement.
6	43	1	29	11	2	3		40	1	Age non déterminé chez une ♀ gorgée et 2 ♀♀ gravides.
7	27		4	14	9	3		24	1	Age non déterminé chez 2 ♀♀ gravides et une semi-gravide.
8	14		4	5	5	1		13	2	2 reliques chez 3 ♀♀ gorgées. Au moins une relique chez les autres ♀♀.
9	14		11	1	2	1		13	2	Age d'une ♀ gravide non déterminé. Au moins une relique chez l'autre ♀ gravide, 2 reliques chez les autres ♀♀.
10	11		2	7	2	1		10	2	Nombre de reliques non déterminé chez 1 ♀ gorgée et 1 ♀ semi-gravide. 2 reliques chez les autres ♀♀. Age ♀ gravide non déterminé.
11	10		2	6	2			10	2	Nombre de reliques non déterminé chez 4 ♀♀ semi-gravides seulement.
12	4	2	2					4	3	3 reliques chez les 4 ♀♀ disséquées.
13	4		2	2				4	3	Au moins 2 reliques chez une ♀ semi-gravide, 3 chez les autres ♀♀.
14	1			1				1		Nombre de reliques non déterminé.
15	2				2			2		Au moins 3 reliques chez une des 2 ♀♀.
16	1				1			1		Nombre de reliques non déterminé.

A notre avis cependant, ces femelles gravides ne représentent pas la totalité des individus qui se sont nourris dans la nuit du premier au deuxième jour, mais seulement ceux gorgés en fin de nuit et qui achèvent dans les habitations la maturation de leurs ovaires avant de pondre, selon toutes vraisemblances, au crépuscule du quatrième jour. Chez les femelles gorgées en début de nuit, cette maturation s'achève dans la nuit du troisième au quatrième jour. La ponte a certainement lieu hors des habitations au lever du quatrième jour. Ceci expliquerait que chez certaines femelles récoltées gorgées le cinquième jour, les funicules des ovarioles portent des reliques de taille normale, attestant donc que la ponte a eu lieu depuis 24 heures environ, c'est-à-dire dans la matinée du quatrième jour.

A partir de ces données, il est possible d'estimer la durée de chacune des phases de BEKLEMISHEV.

Nous avons admis que le repas de sang était pris lorsque les femelles étaient âgées de deux jours, ce qui représente donc la durée de la première phase.

La deuxième phase, celle couvrant la maturation des ovaires va s'effectuer en deux jours et demi.

La durée de la troisième phase est variable, suivant que les femelles pondent dans la matinée du quatrième jour (elle n'est alors que de quelques heures) ou au crépuscule (elle dure alors une demi journée).

Ces faibles délais s'écoulant entre la fin de la maturation ovarienne et l'oviposition montrent également qu'en saison des pluies, les femelles dans leur grande majorité effectuent leur cycle gonotrophique sans prendre de repas non sanguin, susceptible de retarder l'oviposition. Ce phénomène ne semble pas être la règle à d'autres saisons de l'année, comme nous le verrons ultérieurement.

La durée totale du premier cycle gonotrophique est donc de 5 jours environ, se décomposant comme suit :

- première phase : 2 jours ;
- deuxième phase : 2 jours et demi ;
- troisième phase : quelques heures chez les femelles pondant en fin de nuit, une demi journée chez celles pondant au crépuscule.

Cycles suivants.

Le tableau 2 montre que la durée du deuxième cycle est de 3 jours environ. A partir des données du paragraphe précédent nous pensons être en mesure d'établir la durée des différentes phases de ce cycle. Nous allons ici aussi examiner le cas des femelles ayant pondu en début de matinée et le cas de celles ayant pondu au crépuscule, lors du cycle précédent.

Les femelles ayant pondu en début de matinée, attendront le début de la nuit suivante pour se nourrir. La première phase de BEKLEMISHEV va donc durer une

demi-journée environ. La maturation des ovaires s'achèvera en fin de nuit, une soixantaine d'heures plus tard. La ponte interviendra au lever du jour, réduisant ainsi la troisième phase à quelques heures.

Chez les femelles ayant pondu au crépuscule la durée des première et troisième phases sera inversée par rapport à la catégorie précédente. Le repas de sang sera pris quelques heures après la ponte et la digestion s'achevant une soixantaine d'heures plus tard, en fin de matinée, la nouvelle ponte aura lieu au crépuscule : la troisième phase durant environ une demi-journée.

Ce schéma n'est sans doute pas absolu, et il est fort possible que chez certaines femelles, l'une ou l'autre phase subisse des allongements plus ou moins importants, pour diverses raisons.

Le troisième cycle semble durer un jour de plus que les précédents, mais il ne nous a pas été possible de préciser au niveau de quelle phase se situait cet allongement, comme l'avait fait LE BERRE (1966) pour les similies.

La durée des cycles suivants n'a pu être déterminée étant donné le faible nombre d'individus récoltés.

3.2.1.4. Appréciation de la durée du cycle gonotrophique par la mise en observation de femelles sauvages.

La méthode du lâcher et de la capture de moustiques marqués nous paraît le moyen le plus sûr d'apprécier la durée du cycle gonotrophique. Elle exige cependant la mise en place de moyens considérables et est difficilement applicable à différentes saisons de l'année. Aussi avons-nous tenté d'évaluer, au moins partiellement la durée du cycle de femelles sauvages récoltées dans la nature et de la comparer avec les résultats obtenus précédemment.

Le jour de leur récolte, ces femelles ont été placées dans une habitation de type local dont les issues avaient été obturées, mais qui recevait normalement la lumière du jour, par deux fenêtres garnies de grillage moustiquaire. Deux bacs d'eau polluée étaient placés dans cette habitation où les femelles pouvaient mûrir leurs ovaires et pondre. Nous n'étions pas placés évidemment dans les conditions naturelles, puisque *C. p. fatigans* accomplit la dernière partie de son cycle hors des habitations (SUBRA, 1970). Les femelles disposaient cependant d'un espace plus considérable que si elles avaient été mises en observation dans une cage et nous estimons que leur comportement n'avait pas été ainsi trop modifié.

Durant la saison des pluies, les premières pontes ont été récoltées 2 jours après la mise en observation. Le lendemain, leur nombre était plus important. Les deux jours suivants, il était minime. On peut admettre ici aussi que les premières pontes étaient le fait de femelles qui s'étaient nourries à la tombée de la nuit et avaient

pondu en début de matinée, sitôt la maturation accomplie. Les pontes les plus nombreuses avaient été déposées au crépuscule par des individus ayant pris leur repas de sang dans la deuxième partie de la nuit, trois jours auparavant.

La concordance avec les données fournies par les moustiques marqués est donc parfaite et nous en avons conclu qu'il était possible d'évaluer la durée du cycle d'autres saisons, par la mise en observation de femelles gorgées sauvages.

Les observations de la saison sèche nous ont montré que la maturation des ovaires s'effectuait rapidement (deux jours environ). La durée du cycle n'en est pas raccourcie pour autant car la première phase de BEKLEMISHEV est plus longue qu'en saison des pluies, comme l'indiquait l'absence de sacs folliculaires sur les ovaires des femelles récoltées en capture de nuit, alors qu'elles se gorgeaient sur homme.

Durant la saison froide, les premières pontes ont été déposées trois jours après la mise en observation. L'oviposition s'est ensuite étagée sur les trois jours suivants. Il est donc difficile dans ces conditions de déterminer la durée moyenne du cycle.

A l'intérieur des habitations les températures minimums de saison froide et de saison des pluies ne diffèrent que de quelques degrés, et cet écart ne pouvait sans doute pas expliquer à lui seul l'étalement de l'oviposition précédemment décrit. Les différences d'humidité relative étaient par contre considérables. Nous avons déjà signalé à ce sujet les travaux de MAYNE (1928) qui a montré qu'un abaissement de l'humidité relative ralentissait la vitesse de digestion du repas de sang. Là réside peut-être la cause de l'allongement du cycle gonotrophique observé dans notre habitation. Nous pensons d'ailleurs que dans la nature cet allongement est peut-être plus important que ne l'ont montré nos observations. En effet la prise d'un repas non sanguin, susceptible de retarder l'oviposition est assez fréquente chez *C. p. fatigans* en saison froide (SUBRA, 1970). Il n'est pas exclu d'ailleurs que les femelles prennent un tel repas pour faire face aux conditions particulières créées par l'abaissement de l'humidité relative et que l'allongement du cycle gonotrophique soit la résultante de ces deux phénomènes.

L'appréciation de la durée du cycle, à cette saison, à partir de telles observations, est certainement sujette à caution. De plus la valeur de l'humidité relative doit être très variable dans les divers abris que peuvent occuper les femelles et cette donnée a certainement des conséquences sur la durée du cycle de chaque individu.

3.2.1.5. Conclusion.

Chez *C. p. fatigans* les cycles gonotrophiques, en saison des pluies sont de durée inégale suivant l'âge des

individus. Chez les femelles nullipares, le cycle est de 4,5 à 5 jours, par suite de la grande durée de la première phase de BEKLEMISHEV. Il est de 3 jours chez les femelles primipares, mais augmente de durée chez les femelles plus âgées (4 jours ou plus peut-être).

La mise en observation de femelles sauvages peut donner une idée assez exacte de la durée du cycle aux différentes saisons, à l'exception sans doute, de la saison froide.

3.2.2. LONGÉVITÉ.

3.2.2.1. Longévité des femelles.

A l'issue de l'un des lâchers, les deux dernières femelles ont été récoltées le 15^e jour. Elles étaient donc âgées de 15 ou 16 jours. Les captures consécutives à l'autre lâcher ont permis le 16^e jour la récolte d'une dernière femelle qui était donc âgée de 16 ou 17 jours. (Tableau 2).

Les résultats des deux lâchers effectués en ville de Bobo-Dioulasso donnent-ils une image exacte de la longévité des femelles sauvages de *C. p. fatigans*? Il est possible, en effet que ces résultats aient été biaisés pour deux raisons : d'une part, le marquage a peut-être raccourci la longévité de certains individus (bien que cela ne soit pas perceptible du point de vue statistique, voir paragraphe 2.2.2.1.) d'autre part il convient de noter que nos captures n'ont sans doute pas été effectuées dans toute l'aire de répartition des individus marqués. Certaines femelles, quelques jours après le lâcher, sont probablement sorties de nos zones de capture et n'ont pas été échantillonnées. De telles données sont peut-être susceptibles de modifier les résultats globaux des captures d'individus marqués. Nous l'avons vérifié, en comparant les pourcentages de femelles pares et nullipares, d'une part chez les moustiques marqués, d'autre part chez les individus sauvages récoltés dans le même temps.

La détermination de l'âge physiologique des femelles semi-gravides et gravides n'est pas toujours aisée. Si chez les individus marqués, il y a de fortes chances pour que de telles femelles récoltées à partir du 7^e ou 8^e jour soient pares, ce raisonnement ne peut s'appliquer aux moustiques sauvages. Aussi avons-nous limité cette étude aux femelles gorgées chez lesquelles la détermination de l'âge physiologique est relativement aisée.

L'ensemble de nos résultats a été regroupé dans le tableau 3. Aussi bien chez les individus marqués que sauvages, les femelles nullipares sont légèrement plus nombreuses que les pares. Les deux catégories, « marquées » et « sauvages » sont parfaitement comparables ($\chi^2 = 0,286$ pour un degré de liberté).

Ces moustiques récoltés à l'intérieur des habitations sont-ils représentatifs de la population de *C. p. fatigans*

TABLEAU 3

Etude comparée de l'âge physiologique des femelles marquées et sauvages de *C. p. fatigans* récoltées gorgées à l'intérieur des habitations

Age physiologique des femelles	Femelles marquées	Femelles sauvages	Total
Nullipares	110	154	264
Pares	106	134	240
Total	216	288	504

colonisant la ville de Bobo-Dioulasso ? Nous avons montré (SUBRA, 1970) que les femelles gorgées de cette espèce, récoltées de jour, à l'intérieur des habitations présentaient un déficit de pares par rapport aux individus à jeun se gorgeant de nuit sur homme. Ce déficit serait dû à une différence de comportement entre les deux catégories d'âge. La nécessité pour les femelles de prendre un repas sanguin pour assurer l'évolution des ovaires nous a amené à conclure que les moustiques récoltés en train de piquer constituaient l'échantillon le plus représentatif de l'ensemble de la population. Les

captures de jour à l'intérieur des habitations ne donnent donc pas une image parfaitement exacte de cette population.

La proportion de femelles pares a certainement été sous-estimée dans la présente expérimentation. Ce léger déficit provient seulement de la méthode de capture utilisée et non d'un raccourcissement de la vie des femelles, imputable au marquage. En conclusion, nous pensons cependant avoir donné une image assez exacte de la longévité maximum puisqu'il y avait concordance entre les résultats obtenus à partir des femelles marquées et ceux fournis par les femelles sauvages.

L'importance de ces données, sur le plan de la dynamique des populations et d'une éventuelle transmission de la filariose de Bancroft, en milieu urbain ouest-africain, sera exposée en détail dans un autre travail (SUBRA, sous presse).

3.2.2.2. Longévité des mâles.

Comme dans le cas des femelles, nous avons groupé les résultats concernant les deux lâchers (tableau 4). Le nombre d'individus récoltés décroît très rapidement dans les jours suivant le lâcher et les mâles les plus âgés ont été récoltés le 13^e jour.

TABLEAU 4
Longévité dans la nature des mâles marqués de *C. p. fatigans*

Mâles récoltés	Date de la récolte (nombre de jours après le lâcher)													Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Nombre	65	45	27	30	9	23	8	5	2	4	4	1	1	224
Pourcentages	29,0	20,1	12,1	13,4	4,0	10,3	3,6	2,2	0,9	1,8	1,8	0,4	0,4	100,0

Nos observations ont été évidemment effectuées à l'aide d'individus récoltés à l'intérieur des habitations. Or nous ignorons dans quelle mesure de telles captures donnent un échantillonnage valable car d'une manière générale, les mâles se réfugient plutôt dans les abris extérieurs aux habitations (SUBRA, 1970). Néanmoins nos résultats peuvent se mettre en parallèle, d'une part avec les observations que nous avons effectuées au laboratoire (paragraphe 2.2.2.1.), d'autre part avec les résultats de FUSSELL (1964) qui avait effectué ses captures à l'aide de pièges lumineux. Aussi, sans donner de chiffre absolu concernant la longévité des mâles de *C. p. fatigans*, nous en concluons qu'à Bobo-Dioulasso, leur durée de vie est inférieure à celle des femelles.

4. DEPLACEMENTS.

4.1. *Rappels bibliographiques.*

4.1.1. DÉFINITIONS CONCERNANT LES DÉPLACEMENTS CHEZ LES INSECTES.

Il faut semble-t-il distinguer deux catégories dans les mouvements des insectes : ceux qui sont destinés à l'accomplissement des fonctions trophiques, et ceux qui, d'origine intrinsèque, les amènent à se déplacer pour des raisons encore mal déterminées. Les premiers sont effec-

tués sur des distances relativement courtes (quelques centaines de mètres / quelques kilomètres) les deuxièmes peuvent couvrir plusieurs dizaines de kilomètres.

De nombreux auteurs ayant traité de ces déplacements, leur ont souvent appliqué le terme général de « dispersion » (traduction française du mot anglais « dispersal ») que certains écologistes ont comparé ou opposé à celui de « migration » (dont les significations anglaise et française semblent identiques).

Il n'est pas douteux cependant, que l'étude des déplacements chez les insectes amène des interprétations différentes, puisqu'à un même phénomène peuvent s'appliquer les deux termes : dans les déplacements des aphides, ANDREWARTHA (1961) voit une dispersion, alors que JOHNSON (1965, in ROCKSTEIN, vol. II, p. 187 et suiv.) le traite dans le chapitre des migrations.

WOLFENBARGER (1946) met l'accent sur le fait que le terme dispersion a des significations différentes suivant la discipline scientifique dans laquelle il est utilisé : écologie, physiologie, génétique, etc. Selon lui, ce terme est souvent confondu avec celui de migration. La dispersion lui apparaît comme un mouvement effectué sans but précis, s'opposant à la migration qui est au contraire un mouvement orienté entre deux lieux dont l'un au moins est la zone de production de l'espèce.

SCHNEIDER (1962) définit la dispersion comme un allongement de la distance moyenne séparant des individus voisins, et la considère comme un des éléments conditionnant la dynamique des populations. La migration lui semble plus difficile à définir et, se basant sur les travaux de divers auteurs elle lui apparaît comme un mouvement orienté, se traduisant par l'abandon d'un habitat, de manière provisoire ou définitive.

Pour SOUTHWOOD (1966, p. 256) le terme dispersion couvre tout mouvement n'ayant pas pour but une aggrégation.

LE BERRE (1966, p. 82) dans son étude sur les déplacements de *S. damnosum* définit la dispersion comme un mouvement entièrement actif, sans rapport avec l'accomplissement des fonctions végétatives, déterminant une répartition homogène des individus autour de leurs lieux d'origine. Ce type de déplacement s'oppose à la migration qui présente une phase passive et entraîne une discontinuité dans la répartition des individus.

CLARK *et al.* (1967, p. 73) séparent eux aussi les déplacements destinés à satisfaire les besoins de l'insecte, des autres déplacements dans lesquels ils distinguent des dispersions et des migrations. Les déplacements du premier type, qu'ils désignent sous le terme de « spread » sont effectués dans des zones où les conditions de l'environnement sont favorables à l'espèce. La dispersion est une forme de mouvement qui amène le déplacement de pourcentages plus ou moins importants

d'individus, d'une zone donnée vers d'autres lieux qui n'offrent pas obligatoirement des conditions de vie plus favorables que la zone d'origine. La migration, enfin, se traduit par des déplacements des zones de reproduction vers d'autres zones favorables à la reproduction, mais aussi à d'autres phases de l'existence.

Pour JOHNSON enfin (1969, p. 4 et suivantes), la migration, qu'il appelle également « adaptative dispersal », peut se définir comme un mouvement de masse dans une direction définie, se traduisant par l'arrivée d'individus d'une espèce donnée, dans une région où ils n'étaient pas présents jusqu'alors. La dispersion (appelée aussi dissémination) est l'occupation par une espèce donnée d'une zone plus étendue que celle où s'est effectué le développement. Analysant les travaux consacrés aux déplacements, il cite certains auteurs pour qui les vols migratoires doivent obligatoirement demeurer sous la dépendance de l'insecte. Les déplacements effectués passivement, avec l'aide du vent, sont pour eux du type dispersif. De l'avis de JOHNSON, d'ailleurs, le fait qu'un insecte ne contrôle pas la direction de son vol, ne signifie pas obligatoirement qu'il effectue un déplacement involontaire. La caractéristique essentielle d'une migration, selon lui, est la persistance du vol, qui permet à l'insecte d'atteindre un nouvel habitat.

Pour notre part, envisageant le problème sous l'angle de tous les déplacements, nous séparerons donc les déplacements de faible amplitude, destinés à satisfaire les besoins de l'insecte, des grands déplacements auxquels nous réserverons les termes de dispersion et migration, les premiers s'effectuant dans des directions variées, les deuxièmes, au contraire dans un sens déterminé.

4.1.2. LES DÉPLACEMENTS CHEZ LES MOUSTIQUES.

Nous mentionnerons en premier lieu les travaux des auteurs qui ont surtout consacré leurs études aux grands déplacements effectués par les moustiques.

Pour HORSFALL (1954) *Aedes vexans* Meigen, 1830, peut dans certaines conditions effectuer des vols migratoires très étendus. GARRETT-JONES (1957) a observé chez des anophèles du Moyen Orient, *Anopheles saccharovi* Favre, 1903 et *A. superpictus*, des vols irréversibles qu'il qualifie de migratoires et dont le résultat serait de disperser l'espèce. Des vols de ce genre, effectués sur de très grandes distances, existeraient également chez *Anopheles pharoensis* Theobald, 1901, et seraient entrepris par des individus ayant déjà pris un repas de sang (GARRETT-JONES, 1962). WHITE (1970) estime que la présence d'adultes d'*Anopheles squamosus* Theobald, 1901, à de grandes distances des gîtes potentiels les plus proches, correspond à des vols migratoires que l'espèce entreprendrait à certaines saisons de l'année. ASAHINA (1970) a décrit chez *C. p. pallens* des vols qu'il qualifie de transocéaniques. Quatre mâles et 27 femelles

de cette espèce ont été récoltés dans un bateau, en pleine mer, en un point situé entre les côtes de Corée et de Chine. La côte coréenne était distante de 110 kilomètres, mais pour l'auteur, vu la direction du vent, ces moustiques venaient certainement de Chine du Nord et avaient donc parcouru plus de 300 kilomètres. Des vols encore plus étendus seraient accomplis par *C. tritaeniorhynchus*. Pour aucune de ces deux espèces, l'auteur n'envisage l'hypothèse d'un transport de ces moustiques par les bateaux sur lesquels ils avaient été récoltés.

D'autres auteurs ont porté leurs efforts sur l'étude de la nature des déplacements effectués par les moustiques tout au long de leur vie.

PROVOST (1952 et 1957) distingue deux phases dans les déplacements d'*Ae. taeniorhynchus*. Au cours de la première phase, dans les heures suivant l'éclosion, le moustique effectue un vol non orienté (« non purposive migratory flight ») au cours duquel il n'est pas attiré par les appâts et pièges classiques. A ce premier déplacement font suite des vols orientés (appetential dispersive flights) permettant à l'insecte de se nourrir et de trouver des lieux de repos ou de ponte.

Pour Dow *et al.* (1965) les déplacements de *C. tarsalis* seraient seulement le résultat d'une série de vols orientés tout au long de la vie de l'insecte. Le vol migratoire dans la mesure où il existe, ne représenterait qu'une phase de faible importance dans la vie de l'insecte.

Chez *C. p. fatigans*, on observerait un phénomène sensiblement analogue (LINQUIST *et al.*, 1967).

C. tritaeniorhynchus accomplirait, lui aussi, un premier vol de type migratoire, qui durerait deux jours, et des vols orientés (ASAHINA et NOGUCHI, in WADA *et al.*, 1969). Pour WADA *et al.* (1969) qui ont opéré avec des moustiques capturés dans la nature, il y aurait bien, chez cette espèce, deux types de déplacements, mais le vol à grande distance n'aurait pas forcément lieu dans les premières heures de la vie de l'insecte et ne serait pas de type migratoire.

De ces divers travaux, nous pouvons conclure que dans la majorité des cas, les moustiques effectuent des déplacements de deux types. Les premiers, non motivés par les besoins physiologiques des insectes, peuvent couvrir de grandes distances et être de type migratoire. Les deuxièmes sont orientés et destinés à satisfaire ces besoins.

4.1.3. FACTEURS CONDITIONNANT LES DÉPLACEMENTS DES DIPTÈRES HÉMATOPHAGES ET PRINCIPALEMENT DES CULICIDAE.

Nous ne nous étendrons pas sur les déplacements destinés à satisfaire les besoins végétatifs des moustiques. Ils sont dans l'ensemble d'autant plus importants

que le but recherché (hôte, lieu de ponte ou de repos) est plus éloigné. Certains des facteurs pouvant agir sur ces déplacements (vent) seront examinés ultérieurement. Les autres déplacements sont sous la dépendance de divers facteurs que nous allons passer en revue.

Dans une première catégorie, nous placerons les facteurs propres à l'insecte (déplacements en fonction du sexe) et les facteurs dépendant de l'insecte, mais se manifestant sous l'influence de facteurs extérieurs (parasitisme, état de réplétion, etc.). Dans une deuxième catégorie nous rangerons les facteurs indépendants de l'insecte.

4.1.3.1. Facteurs propres à l'insecte ou en dépendant partiellement.

— Nous mentionnerons simplement les effets du parasitisme sur les déplacements de certains diptères hématophages. Ce problème n'a pas tellement retenu l'attention des auteurs ayant étudié *C. p. fatigans* qui est pourtant parasité par *Wuchereria bancrofti* Cobbolt, 1877, dans certaines régions tropicales du globe.

— Stade de réplétion. CAMBOURNAC et HILL (1938), ont montré que la portée de vol des femelles à jeun d'*Anopheles maculipennis atroparvus* Van Thiel, 1927, était au moins de 3 kilomètres. Gorgées, elles peuvent à peine parcourir quelques mètres, et leurs lieux de repos doivent par conséquent être très proches des lieux où elles se sont nourries. Il ne s'agit pas là d'ailleurs d'une règle générale, puisque les femelles gorgées d'*Ae. vexans* sont capables de parcourir un mile (1,6 km) peu de temps après s'être gorgées (EDMAN et BIDLINGMAYER, 1969). De tels déplacements seraient d'ailleurs facilités par le rejet, dans les heures suivant la prise du repas sanguin, d'un liquide clair (« clear fluid ») dont le poids est sensiblement égal à la moitié de celui du sang ingéré.

— Rapidité des déplacements. Elle est très difficile à apprécier de façon rigoureuse. Etant donnée la taille réduite des insectes, il est impossible lorsqu'on observe l'envol d'un imago de le repérer lorsqu'il interrompra son déplacement et calculer ainsi la distance réellement parcourue en un temps donné. *Mansonia sp.* parcourait dans certaines conditions 1 mile (1,6 km) en 15 à 20 minutes (SNOW et PICKARD, 1956, in LE BERRE, 1966, p. 82). Dans la plupart des cas, des récoltes sont effectuées à différentes distances d'un lieu d'origine déterminé (gîte ou point de lâcher) que les adultes ont quitté depuis un délai connu (quelques heures, un ou plusieurs jours suivant les cas). En 4 à 16 heures, *C. pipiens* peut parcourir 9 1/2 miles (15,3 km) et *Ae. vexans* 14 miles (22,5 km) (CLARKE, 1943), mais chez cette dernière espèce HORSFALL (1954) a décrit des vols de 90 à 230 miles (145 à 370 km) en 24 à

48 heures. Chez de nombreuses espèces d'anophèles, les déplacements des femelles s'effectuent de façon beaucoup moins rapide. *A. culicifacies* peut parcourir de 1,5 à 1,75 mile (2,4 à 2,8 km) en une nuit (RUSSEL *et al.*, 1944) et *A. sergenti*, 2,5 miles (4 km) en 24 heures (SHAPIRO *et al.*, 1944). QURASHI *et al.* (1966) ont observé un vol de 2,8 km effectué en 16 heures par une femelle d'*A. mysorensis*. *C. p. fatigans*, en milieu urbain se déplace beaucoup plus lentement que les espèces précitées. Néanmoins de nombreuses femelles peuvent parcourir 550 mètres en 12 à 36 heures. Certaines d'entr'elles atteignent même 900 mètres (LINQUIST *et al.*, 1967).

— Age des femelles. Des observations de laboratoire effectuées par ROWLEY et GRAHAM (1968 a) ont permis de constater que des femelles d'*Ae. aegypti*, âgées de 15 jours et plus, n'étaient pas capables des mêmes performances que des individus plus jeunes. Il en est de même pour *C. tarsalis* (ROWLEY, 1970).

— Déplacements des mâles. Etudiant les déplacements d'*Ae. vexans* et *C. pipiens*, CLARKE (1943) a décrit des vols sensiblement égaux chez les mâles et les femelles. BRUCE-CHWATT (1950) en a fait de même pour *Ae. aegypti*. De telles observations ne semblent pas être la règle chez de nombreuses espèces de diptères hématophages. A proximité des gîtes larvaires de *S. damnosum*, LE BERRE (1966, p. 91) a récolté des individus des deux sexes, mais à une certaine distance, ses captures se limitaient aux femelles. Ce même auteur a cependant pu observer, au Zaïre, un essaim de mâles de *S. damnosum* absolument isolé, à 4 km du gîte le plus proche (LE BERRE, comm. person.). Chez *A. quadrimaculatus*, SMITH (1941) a observé que les déplacements des femelles étaient plus importants que ceux des mâles. Les femelles d'*Anopheles pseudopunctipennis* Theobald, 1901, peuvent parcourir 2 à 4 miles (3,2 à 6,4 km), alors que les mâles ne dépassent pas 400 à 500 yards (360 à 450 m) (LEVI-CASTILLO, 1945). La portée de vol des femelles d'*Ae. flavescens* peut atteindre 6,6 miles (10,6 km) contre 1,4 mile (2,2 km) seulement pour celle des mâles (SHEMANCHUCK *et al.*, 1955). Cette différence entre les sexes est beaucoup plus grande chez *Ae. taeniorhynchus* dont les mâles volent rarement au-delà de 2 miles (3,2 km), alors que les femelles peuvent effectuer des déplacements de 18 à 25 miles (29 à 40 km) (PROVOST, 1957, ELMORE et SCHOOF, 1963). Dans le cas particulier du complexe *C. pipiens*, ITO (1964) a observé que la sex-ratio de *C. p. pallens* variait suivant le lieu de capture, les mâles étant plus nombreux lorsque les récoltes étaient effectuées à proximité d'un gîte. Chez *C. p. fatigans*, enfin les déplacements des femelles en milieu urbain sont généralement plus importants que ceux des mâles (LINDQUIST *et al.*, 1967). Nous pouvons donc en conclure que d'une manière générale, les femelles de nombreuses espèces de diptères hématophages parcourent de plus grandes distances que les mâles.

4.1.3.2. Facteurs indépendants de l'insecte.

— Température et humidité relative. Les basses températures ne favorisent généralement pas le déplacement des moustiques. Ainsi *A. culicifacies* effectue des mouvements très réduits, se déplaçant d'une maison à l'autre, lorsque les valeurs de la température moyenne oscillent entre 40 et 50° F (4,5° C et 10° C) (AFRIDI *et al.*, 1940). De même les températures nocturnes relativement basses semblent limiter les déplacements d'*A. gambiae* s.l., qui ne dépassent pas dans certains cas 1/4 de mile (400 m) (JEPSON *et al.*, 1947). Etudiant en laboratoire le vol de jeunes femelles d'*Ae. aegypti*, ROWLEY et GRAHAM (1968 b) ont observé qu'il était conditionné non seulement par les basses, mais aussi par les hautes températures (ce vol n'était possible qu'entre 10 et 35° C), 21° C étant la valeur optimum. Entre 30 % et 90 %, l'humidité relative ne semble pas avoir d'influence (sauf à 32° C où une humidité de 30 % semble avoir un effet limitant).

— Vent. L'influence de ce facteur a donné lieu à de nombreux travaux et son importance a été très controversée. BONNET et WORCESTER (1946) ne lui prêtent qu'un faible rôle dans la distribution d'*Aedes albopictus*, et HOLWAY (1958) estime qu'elle est nulle dans le cas de *C. p. quinquefasciatus* (= *C. p. fatigans*). De l'avis général, cependant, le vent semble favoriser le déplacement des insectes. Dans le Sud de la Floride les vents favorables peuvent aider *Ae. taeniorhynchus* à couvrir des distances de 30 à 60 miles (48 à 96 km) (HARDEN et CHUBB, 1960). Ils interviennent également dans l'orientation des mouvements de plusieurs espèces d'*Aedes* (KLASSEN et HOCKING, 1964). Les femelles nouvellement écloses se laissent ainsi porter par le vent alors que les individus plus âgés répugnent généralement à prendre leur vol dans des conditions similaires. L'influence de ce facteur était également très nette lorsque FUSSELL (1964) a étudié les déplacements de *C. p. quinquefasciatus* (= *C. p. fatigans*), à Hawaï. SNOW et WILKES (1970) ont mis en lumière la manière dont semblait s'exercer l'influence du vent dans les déplacements d'*Anopheles melas* Theobald, 1903. Grâce à des pièges directionnels, ils ont pu observer que les femelles se déplaçant près du niveau du sol volaient contre le vent. Une part importante de celles volant à des niveaux plus élevés, se déplaçait par contre dans le vent. Elles semblaient en outre plus âgées que les femelles capturées près du sol. Pour ces mêmes auteurs, *Culex thalassius* Theobald, 1903, vole essentiellement contre le vent, quelle que soit l'altitude à laquelle se trouvent les adultes. Ces travaux pourraient donc expliquer, au moins en partie, les observations et conclusions en apparence contradictoires reportées dans cette brève revue : l'influence du vent varie d'une part en fonction de l'espèce considérée, d'autre part en fonction de l'âge de ces moustiques.

— Végétation et relief. Les distances parcourues par diverses espèces de Ceratopogonidae varient de façon notable suivant que leurs déplacements ont été accomplis en zone forestière ou en milieu déboisé (KETTLE, 1962). Il en va de même avec *S. damnosum* (LE BERRE, 1966). Les travaux consacrés aux moustiques font également état de l'importance de ce facteur. En Malaisie, des opérations de déboisement destinées à l'installation de plantations d'hévéas ont eu pour effet une augmentation de la portée de vol d'*Anopheles maculatus* Theobald, 1901 (BARROWMAN, 1939). La portée de vol d'*A. funestus* qui ne semble pas dépasser quelques centaines de mètres dans les zones de galeries forestières de République centrafricaine, peut atteindre plusieurs kilomètres dans les savanes sèches de Haute-Volta (HAMON *et al.*, 1956). Dans un travail très méticuleux effectué en Gambie, SNOW (1970) a pu observer que les femelles à jeun d'*A. melas* se déplaçaient aussi bien dans les zones plantées de joncs que dans celles de mangroves, alors que les femelles gravides se cantonnaient plutôt dans les zones du premier type. Inversement, les femelles à jeun d'*Aedes chamboni* Cornet, 1967, se limitaient à la mangrove, les déplacements importants étant le fait des femelles gravides. Le relief peut également orienter les déplacements des moustiques comme l'ont montré KLASSEN et HOCKING (1964) avec plusieurs espèces d'*Aedes* dont la direction préférentielle de vol est généralement la partie la plus basse de l'horizon (2).

4.1.4. RÉSULTATS.

Les déplacements des moustiques étant conditionnés par de nombreux facteurs, dont les effets s'expriment parfois de manière opposée, les résultats obtenus pour une espèce donnée sont parfois différents d'un auteur à l'autre. Il faut distinguer dans ces déplacements la portée de vol effective de la portée de vol maximum, la première étant la distance à laquelle volent les moustiques d'une espèce donnée, en nombre suffisant pour avoir une importance du point de vue épidémiologique ou de celui de la dynamique des populations, la deuxième représentant les possibilités de vol maximum (EYLES, 1944) qui ont un grand intérêt sur le plan de la lutte.

Nous avons donné dans les pages précédentes des chiffres concernant les portées de vol de plusieurs espèces et nous ne rappellerons ici que les données concernant *C. p. fatigans*.

Les distances parcourues par cette espèce varient considérablement suivant que les déplacements ont été

étudiés en milieu rural ou en milieu urbain. Elles sont beaucoup plus importantes dans le premier cas. Ainsi, à La Réunion, HAMON (1953) a observé de fortes densités d'adultes jusqu'à 8 kilomètres du gîte larvaire le plus proche susceptible d'émettre une telle quantité de moustiques. Aux Indes, des femelles issues d'un gîte situé hors de la ville de Dehli, avaient parcouru 5 kilomètres environ (AFRIDI et ABDUL MAJID, 1938). A Hawaï, des individus lâchés hors de toute agglomération, avaient parcouru 3,5 miles (5,6 km) (FUSSELL, 1964). Par contre, à la lumière des données recueillies à Rangoon, en milieu urbain, LINDQUIST *et al.* (1967) estiment que *C. p. fatigans* se déplace rarement sur des distances supérieures à 1 kilomètre. SINGH *et al.* (1963) ont observé chez cette espèce des déplacements de 4,4 kilomètres, mais ils ne précisent pas avec exactitude si leur expérimentation avait été effectuée en milieu rural ou en milieu urbain.

L'examen des données concernant *C. p. fatigans* montre que les déplacements de cette espèce sont moins étendus en zone rurale qu'en zone urbaine. Le milieu joue donc pour ce moustique un rôle majeur dans l'importance de ses déplacements.

4.2. Observations personnelles.

Nous présenterons nos résultats en fonction du milieu étudié (milieu urbain ou rural) en distinguant le cas des femelles et celui des mâles.

4.2.1. DÉPLACEMENTS EN MILIEU URBAIN.

4.2.1.1. Sens des déplacements des femelles.

La ville de Bobo-Dioulasso constitue un ensemble très homogène. Les déplacements dans un tel milieu s'effectuent-ils dans une direction privilégiée, ou, au contraire, de façon analogue dans tous les sens ?

Les captures ayant suivi le premier lâcher avaient été effectuées dans une zone que nous avions divisée en 6 secteurs : A, B, C, D, E, F (voir paragraphe 2.2.4.1.). Il aurait été très intéressant de suivre au jour le jour les variations éventuelles des captures dans chacune des zones, aux différentes distances du point de lâcher. Le trop faible nombre de moustiques récoltés ne l'a pas permis. Aussi avons-nous simplement comparé les résultats globaux de chacun de ces secteurs (tableau 5) pour lequel nous avons calculé le pourcentage de moustiques marqués par rapport au total récolté.

Les données obtenues diffèrent sensiblement d'un secteur à l'autre, le plus fort pourcentage de captures étant obtenu dans le secteur C ($\chi^2 = 39,97$ pour 5 degrés de liberté). La répartition des moustiques autour du point de lâcher ne s'effectue donc pas au hasard et il existe une direction de vol privilégiée.

(2) Signalons aussi que de nombreux voyageurs ayant parcouru les zones désertiques ont rapporté la présence de moustiques à de grandes distances des gîtes larvaires potentiels les plus proches. Ils semblaient avoir effectué des déplacements très supérieurs à ceux classiquement décrits dans d'autres régions (FOLEY, 1930, p. 123).

Nous avons cherché s'il existait une possible relation entre ces déplacements et la direction des vents. Nous n'avons pu malheureusement disposer des relevés quotidiens. Durant le mois où a été effectué notre lâcher les vents dominants soufflaient surtout en direction du

Sud mais aussi en direction du Sud-Est. Le secteur D, situé au Sud de notre zone de lâcher n'a pas été particulièrement occupé par les moustiques marqués, mais il en va différemment du secteur C, orienté Sud-Est, où se situe le plus fort pourcentage de capture (4,71 %).

TABLEAU 5
Sens des déplacements effectués par les imagos marqués de *C. p. fatigans*

Sexe des moustiques récoltés		Secteurs						Total
		A	B	C	D	E	F	
Mâles	1	25	16	27	29	28	25	150
	2	831	683	536	714	885	965	4 614
	3	3,0	2,34	5,04	4,06	3,16	2,59	3,25
Femelles	1	28	38	74	39	34	41	254
	2	1 585	1 505	1 570	1 776	1 963	1 354	9 753
	3	1,77	2,52	4,71	2,20	1,73	3,03	2,60

1 = Moustiques marqués. 2 = Nombre total de moustiques récoltés. 3 = Pourcentage de moustiques marqués.

TABLEAU 6
Rapidité des déplacements effectués par les femelles marquées de *C. p. fatigans*

Nombre de jours après le lâcher	50 m.			100 m.			150 m.			200 m.			250 m.			Total		
	T	m	‰	T	m	‰	T	m	‰	T	m	‰	T	m	‰	T	m	‰
1	304	24	78,9	272	3	11,0	357	1	2,8	258	—	—	281	—	—	1 472	28	19,0
2	324	27	83,3	286	13	45,5	325	6	18,5	240	1	4,2	350	2	5,7	1 525	49	32,1
3	308	19	61,7	328	6	18,3	303	1	3,3	287	6	20,9	327	7	21,4	1 553	39	25,1
4	346	9	26,0	316	3	9,5	316	4	12,7	325	4	12,3	427	5	11,7	1 730	25	14,4
5	395	6	15,2	298	2	6,7	319	3	9,4	469	2	4,3	411	4	7,3	1 892	17	8,5
6	408	7	17,2	329	7	21,3	386	9	23,3	488	8	16,4	533	6	11,3	2 144	37	17,3
7	440	12	27,3	310	4	12,9	402	2	5,0	497	2	4,0	472	3	6,4	2 121	23	10,8
8	413	1	2,4	328	1	3,0	458	4	8,7	402	1	2,5	484	1	2,1	2 085	8	3,8
9	366	2	5,5	315	1	3,2	445	—	—	393	3	7,6	432	1	2,3	1 951	7	3,6
10	253	1	4,0	336	1	3,0	429	—	—	353	3	8,5	441	2	4,5	1 812	7	3,8
11	223	2	9,0	310	2	6,5	356	—	—	358	2	5,6	421	3	7,1	1 668	9	5,4
12	239	—	—	295	—	—	375	2	5,3	372	—	—	425	—	—	1 706	2	1,1
13	243	—	—	312	—	—	361	—	—	384	1	2,6	396	—	—	1 696	1	0,6
14	192	—	—	339	—	—	366	—	—	340	—	—	390	—	—	1 627	—	—
15	158	—	—	337	2	5,9	306	—	—	295	—	—	346	—	—	1 442	2	1,4
Total	4 612	110	23,9	4 711	45	9,6	5 504	32	5,8	5 461	33	6,0	6 136	34	5,5	26 424	254	9,6

T : total des moustiques capturés. m : Moustiques marqués.

Cependant sur un total de 74 femelles récoltées dans ce secteur, 54 l'ont été à une distance de 50 m seulement. Peut-on dans ces conditions parler de l'influence du vent sur une distance aussi réduite ? Sans nier totalement le rôle de ce facteur, nous pensons que son importance est assez limitée. Dans le cas inverse, les déplacements auraient sans doute été plus étendus. Il faut donc admettre l'existence d'un autre facteur dont nous n'avons pu déterminer la nature, agissant sur la direction des déplacements, mais non sur leur portée.

4.2.1.2. Rapidité des déplacements des femelles.

Les données relatives à ce problème ont été présentées dans tableau 6. Chaque lâcher avait été effectué durant trois jours consécutifs, en changeant quotidiennement la couleur utilisée. Nous avons calculé la proportion de moustiques marqués par rapport à l'ensemble des individus récoltés. Le total des moustiques marqués, récoltés à une date donnée était fourni par la somme des individus de différentes couleurs capturés à cette date. De même, le total des adultes sauvages, récoltés au jour j_n était donné par la somme des captures du jour j_n et des jours suivants, soit : $(j_n) + (j_n + 1) + (j_n + 2)$. Le total des individus récoltés le premier jour était donc donné par la somme des captures effectuées durant les 3 jours qui suivaient le lâcher de la première couleur, et ainsi de suite. Nous voyons donc que pour les moustiques sauvages, chaque chiffre de capture était utilisé durant trois jours consécutifs, ce qui explique que les totaux rapportés dans nos tableaux varient peu d'un jour à l'autre. De plus ils ne correspondent pas au total réellement capturé dans notre expérimentation, mais à un chiffre trois fois plus élevé, environ.

Nous n'avons tenu compte dans cet exposé que des chiffres de captures de moustiques marqués, égaux ou supérieurs à 25. Ces résultats n'ont pas été interprétés statistiquement, mais leur enchaînement nous a cependant permis d'en tirer un certain nombre de conclusions.

La presque totalité des moustiques capturés le premier jour avaient parcouru 50 mètres autour du point de lâcher. Peu de femelles avaient volé au-delà. Toutes étaient à jeun. Un grand nombre d'entr'elles n'avait pas atteint le stade II début, et elles n'étaient donc pas prêtes à se gorger.

Les déplacements suivant l'émergence sont donc dans l'ensemble très limités, mais certaines femelles sont parfaitement capables de parcourir des distances importantes, comme l'indique le tableau 7. Lors de captures destinées à étudier la portée de vol, une femelle à jeun, non fécondée, avait parcouru, en une douzaine d'heures environ, une distance comprise entre 400 et 500 mètres. Pour LINDQUIST *et al.* (1967) des déplacements de cette amplitude ne sont pas l'exception. Nous ne pensons pas que ce soit le cas à Bobo-Dioulasso, où les conditions de milieu sont évidemment très différentes de celles de Rangoun.

Le deuxième jour, des femelles marquées ont été récoltées à toutes les distances prospectées. La proportion sur le cercle 50 m atteint même sa valeur maximum. Ceci s'explique facilement, car la grande majorité des individus récoltés était constituée par des femelles gorgées. A ce stade de réplétion, la tendance endophile est beaucoup plus marquée que chez les femelles à jeun récoltées le jour précédent (SUBRA, 1970). Cependant si les captures les plus importantes s'effectuent toujours le plus près du point de lâcher, les proportions se rapportant aux autres distances sont en très nette augmentation. Ceci traduit donc un éloignement du point de lâcher plus marqué que la veille.

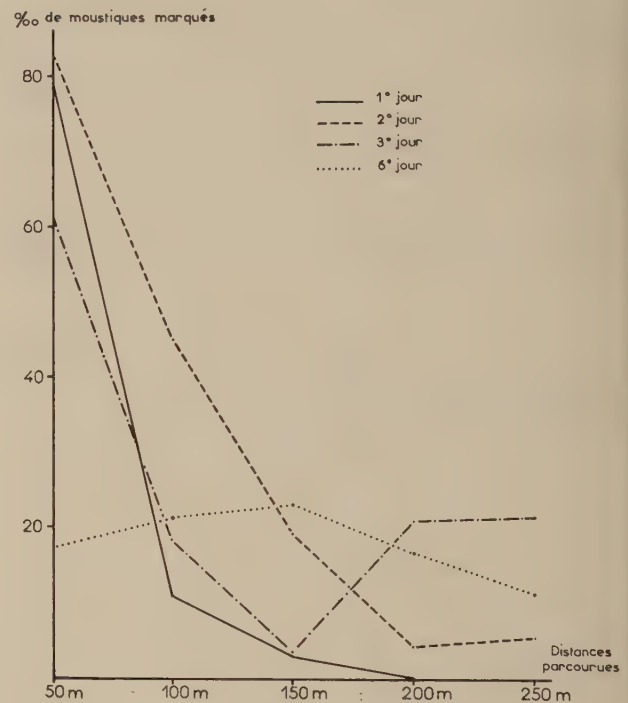


FIG. 3. — Rapidité des déplacements des femelles marquées de *C. p. fatigans*.

Les deux jours suivants, les récoltes sur le cercle de rayon 50 m demeurent les plus nombreuses bien que leur importance, par rapport à celles effectuées sur les autres cercles, diminue considérablement lorsqu'on établit une comparaison avec les jours précédents.

Le sixième jour les captures effectuées sur les différents cercles présentent entr'elles de minimes différences. La courbe traduisant ce résultat est très nettement différente de celles tracées précédemment (figure 3). Il semble donc qu'il y ait eu à cette période des déplacements plus importants que ceux effectués jusque là. Or la majorité des femelles récoltées ce jour sont gorgées ou semi-gravides, mais toutes ont déjà pondu une fois. Il ne semble pas qu'elles aient effectué de tels déplacements.

TABEAU 7
Portée de vol des femelles marquées de *C.p. fatigans*

Nombre de jours après le lâcher	Zones de captures																Total
	25-50 m		50-100 m		100-200 m		200-300 m		400-500 m		600-700 m		800-900 m				
	m	%	m	%	m	%	m	%	m	%	m	%	m	%			
1	2	31,3	3	23,4	224	—	447	—	1	1,9	560	—	727	—	6	2,25	
2	1	16,1	2	20,6	6	31,7	307	—	355	—	359	—	540	—	9	4,71	
3	1	14,9	3	30,6	182	—	1	313	2	6,6	2	3,47	719	—	9	3,99	
4	1	14,1	109	—	113	—	289	—	287	—	644	—	659	—	1	0,46	
5	2	26,0	218	—	1	6,7	486	—	516	—	1	0,99	999	—	4	1,16	
6	51	—	1	4,3	2	11,4	476	—	2	3,8	1013	—	917	—	5	1,47	
7	65	—	2	7,6	212	—	2	495	703	—	1089	—	953	—	4	1,06	
8	63	—	239	—	3	12,1	394	—	1	1,6	1	1,0	948	—	5	1,42	
9	77	—	3	12,4	3	14,9	265	—	495	—	1	1,6	651	—	7	2,72	
10	2	29,9	256	—	1	5,3	182	—	1	2,7	664	—	824	—	4	1,60	
11	71	—	1	4,2	198	—	288	—	384	—	421	—	834	—	1	0,41	
12	68	—	241	—	235	—	1	452	550	—	925	—	1144	0,87	2	0,55	
13	1	16,4	213	—	1	3,6	444	—	476	—	904	—	1018	—	2	0,59	
14	69	—	177	—	280	—	434	—	413	—	1	1,0	999	—	1	0,30	
15	95	—	186	—	254	—	438	—	388	—	859	—	984	—	3	—	
16	81	—	117	—	143	—	1	313	252	—	544	—	621	—	1	0,48	
Total	10	9,01	15	4,91	17	5,2	5	6023	7	0,98	6	0,49	1	0,07	61	1,32	

T : total des moustiques capturés.
m : moustiques marqués.

TABLEAU 8
Régression du nombre des imagos marqués en fonction de la distance

	Sexe des individus récoltés		Distances du point de lâcher (exprimées en mètres)					Total
			50	100	150	200	250	
1 ^{er} lâcher	Mâles	1	92	16	14	18	10	150
		2	1 218	738	783	903	972	4 614
		3	7,55	2,17	1,79	1,99	1,03	3,25
	Femelles	1	110	45	32	33	34	254
		2	1 677	1 766	1 055	2 010	2 245	9 753
		3	6,56	2,55	1,56	1,64	1,51	2,60

2 ^e lâcher			25-50	50-100	100-200	200-300	400-500	600-700	800-900	Total
	Mâles	1	7	12	5	5	4	—	—	30
		2	148	608	674	885	2 049	2 016	1 665	8 045
		3	4,73	1,97	0,74	0,56	0,05	—	—	0,37
	Femelles	1	10	17	18	5	8	6	1	65
		2	409	1 087	1 160	2 217	2 607	4 355	4 802	16 637
3		2,44	1,56	1,55	0,22	0,31	0,14	0,02	0,39	

1 = moustiques marqués.

2 = total des moustiques capturés.

3 = pourcentage de moustiques marqués.

ments lorsqu'elles étaient gravides, puisque la courbe du 4^e jour (date à laquelle la plupart d'entr'elles avaient atteint ce stade) ne diffère pas de celle des jours précédents. Nous pensons donc que de tels vols ont eu lieu entre la ponte et le repas de sang suivant.

Le déterminisme de ces vols plus étendus ne peut évidemment être précisé avec exactitude, mais nous rappellerons que les femelles à jeun se déplacent plus rapidement que les autres catégories d'individus. Il peut donc y avoir une relation entre le stade de réplétion des femelles et l'importance des déplacements qu'effectuent ces femelles au cours de leur vie : des vols très limités, permettant aux femelles de s'abriter dans des endroits divers et de pondre, des vols plus importants en fin de cycle gonotrophique, sans doute d'origine intrinsèque, mais facilités par l'état de « non-réplétion » des femelles.

4.2.1.3. Variations des densités en fonction de la distance ; portée de vol des femelles.

L'examen du total des individus récoltés durant cette expérimentation montre que la grande majorité d'entr'eux était issus de la zone de capture la plus proche du point de lâcher (tableau 8). Il s'agit là d'une obser-

vation courante qu'ont effectué la plupart des auteurs ayant étudié les déplacements des insectes. Au fur et à mesure qu'on s'éloigne d'un gîte, le nombre d'adultes récoltés va en diminuant. Chez *C. p. fatigans* ce phénomène est particulièrement net et semble relever de plusieurs raisons. Les faibles déplacements effectués par cette espèce constituent évidemment la cause essentielle. A cette explication s'ajoute de plus la lenteur de ces déplacements. Nous avons déjà indiqué qu'à notre avis, durant le premier cycle gonotrophique, les femelles se déplacent peu pendant que s'effectue la maturation de leurs ovaires. Après la ponte elles semblent voler sur des distances plus importantes mais, entre ce vol et celui ayant suivi l'émergence, plusieurs jours se sont écoulés, et le chiffre total de la population initiale a considérablement diminué. Aussi, en dépit de tels déplacements, les résultats de nos captures dans les zones les plus éloignées du point de lâcher seront toujours très inférieures à ceux obtenus à proximité, dans les premiers jours.

La détermination de la portée de vol maximum est évidemment assez délicate. Le tableau 7 montre qu'une femelle a été récoltée dans la zone de capture située entre 800 et 900 mètres du point de lâcher. Agée de 12 jours environ, elle était gorgée et avait déjà pondu

TABEAU 9
Rapidité des déplacements effectués par les mâles marqués de *C. p. fatigans*

Nombre de jours après le lâcher	50 m.			100 m.			150 m.			200 m.			250 m.			Total		
	T	m	‰	T	m	‰	T	m	‰	T	m	‰	T	m	‰	T	m	‰
1	291	30	103,0	87	2	23,0	105	4	38,0	126	3	23,8	133	2	15,0	742	41	55,3
2	287	19	66,2	96	2	20,8	88	1	11,4	109	1	9,2	142	2	14,1	722	25	34,6
3	285	9	31,5	114	3	26,3	87	—	—	132	3	22,7	145	—	—	763	15	19,7
4	266	12	45,1	134	3	22,4	101	1	9,9	149	2	13,4	165	—	—	815	18	22,1
5	322	4	12,4	137	1	7,3	92	—	—	226	2	8,8	155	—	—	932	7	7,5
6	308	7	22,7	154	4	26,0	144	3	20,8	252	2	7,9	196	4	20,4	1 054	20	19,0
7	283	5	17,7	134	—	—	171	2	11,7	238	—	—	182	—	—	1 008	7	6,9
8	236	1	4,2	123	—	—	200	—	—	167	2	12,0	213	2	9,4	939	5	5,3
9	207	2	9,7	123	—	—	214	—	—	152	—	—	219	—	—	915	2	2,2
10	174	—	—	137	1	7,3	181	2	11,0	138	1	7,2	225	—	—	855	4	4,7
11 ...	159	3	18,9	146	—	—	166	1	6,0	154	—	—	195	—	—	820	4	4,9
12 ...	140	—	—	121	—	—	136	—	—	146	1	6,8	167	—	—	710	1	1,4
13 ...	144	—	—	152	—	—	158	—	—	153	1	6,5	167	—	—	774	1	1,3
Total .	3 102	92	29,6	1 658	16	9,7	1 843	14	7,6	2 142	18	8,4	2 304	10	4,3	11 049	150	13,6

T = total des moustiques capturés.
m = moustiques marqués.

TABLEAU 10
Portée de vol des mâles marqués de *C. p. fatigans*

Nombre de jours après le lâcher	Zones de captures												Total				
	25-50 m		50-100 m		100-200 m		200-300 m		400-500 m		600-700 m				800-900 m		
	m	%	m	%	m	%	m	%	m	%	m	%	m	%	m	%	
1	2	18	4	49	1	59	1	113	8,8	151	—	185	—	151	—	8	11,00
2	3	24	6	50		51	1	83	12,0	113	—	139	—	92	—	10	18,12
3		26		64	1	75		81	—	255	—	215	—	127	—	1	1,19
4	3	35	1	80	2	80	2	104	19,2	400	—	231	—	136	—	8	7,50
5		32		92	1	108	1	169	5,9	672	—	328	—	206	—	1	0,62
6		23	1	77		94		160	—	622	1,6	404	—	252	—	2	1,22
7		43		103	1	156		167	6,4	582	—	394	—	354	—	1	0,56
8		37		137		170		136	—	416	—	459	—	451	—		
9		40		148		173		90	—	279	—	288	—	334	—		
10		7		177		127		167	—	245	—	350	—	359	—		
11		24		161		124		148	—	257	—	562	—	335	—		
12		22		182		87		227	—	393	—	587	—	447	—		
13		26		121		132		223	—	414	2,4	530	—	432	—	1	0,53
Total	8	357	12	1 441	5	1 436	5	1 877	2,66	4 780	0,48	4 673	—	3 686	—	32	1,75

m : moustiques marqués.
T : total des moustiques capturés.

TABLEAU 11
Déplacements de *C.p. fatigans* en milieu rural

Lieux de récolte	Distance approximative du point de lâcher en m	Moustiques récoltés			
		♂	♀	Date de capture (Nombre de jours après le lâcher)	Stade de réplétion des femelles
Village bâti sur une colline bordant la route ..	800 m	—	—	—	—
Hameau situé en bordure de la piste	800 m	—	2	4	une femelle gorgée, une femelle semi-gravide
Village éloigné de la piste	2 kilomètres	1	—	4	—
Groupe de maisons en bordure de la piste	2,5 km	—	1	2	gorgée.
Village en bordure de la piste	3,5 km	—	1	2	gorgée.

3 fois. Elle avait couvert une distance considérable par rapport à la majorité des autres femelles. Il est très probable qu'une faible proportion d'individus seulement avaient volé au-delà et, dans les conditions de notre expérimentation, nous pensons pouvoir fixer approximativement la portée de vol des femelles à 1 km environ. LINDQUIST *et al.*, (1967) estiment qu'à Rangoon, la proportion d'individus volant au-delà de cette distance est négligeable, et que rares sont les femelles dépassant 1.600 mètres. Nous pensons que cette plus grande portée de vol à Rangoon, peut être mise en relation avec la plus grande distance parcourue par les femelles dans les premières heures de leur vie, et qu'elle s'explique aussi par des conditions de milieu différentes.

4.2.1.4. Déplacements des mâles.

Les mâles ne se nourrissent pas de sang et ont une tendance endophile moins marquée que les femelles. Aussi, les enseignements qu'apporte leur étude seront-ils moins nombreux.

Les tableaux 9 et 10 vont cependant nous permettre d'établir des points de comparaisons et de différences entre les deux sexes.

La partie du tableau 5 relative aux mâles montre ici aussi que le plus fort pourcentage d'individus a été récolté dans le secteur C. Un test de χ^2 destiné à comparer les récoltes de ces secteurs montre que les différences observées ne sont pas significatives ($\chi^2 = 10,24$ pour 5 degrés de liberté). Nous n'en concluons pas cependant que les déplacements des mâles en milieu urbain ne sont pas orientés. En effet, les plus forts pourcentages de mâles et de femelles ont été récoltés dans le même secteur et il nous paraît douteux qu'il s'agisse là d'une simple coïncidence. Des chiffres de capture plus

élevés auraient probablement donné pour les mâles un résultat aussi significativement différent que celui des femelles.

Dans les heures suivant l'émergence de nombreux mâles avaient effectué des vols identiques à ceux des femelles, mais certains d'entr'eux avaient parcouru des distances beaucoup plus importantes, comme l'atteste la présence d'individus marqués à toutes les distances prospectées lors des captures effectuées sur des cercles de rayon différent. Rappelons que des déplacements équivalents n'avaient été réalisés par les femelles que 24 heures plus tard (tableau 9).

Le nombre total des moustiques capturés décroît évidemment au fur et à mesure qu'on s'éloigne du point de lâcher, et ce d'autant plus rapidement que la longévité des mâles est plus courte que celle des femelles (tableau 8).

La portée de vol maximum est inférieure à celle des femelles. Cette différence n'apparaît que dans le tableau 10, puisque les plus grandes distances parcourues étaient comprises entre 400 et 500 mètres, zone dans laquelle deux mâles avaient été récoltés les sixième et douzième jour. LINDQUIST *et al.* (1967) ont observé une telle différence à Rangoon, entre mâles et femelles, mais elle semble moins nette que dans notre expérimentation. Notre observation concorde avec celles de nombreux auteurs qui avaient décrit, dans la plupart des cas, des vols de portée plus réduite chez les mâles que chez les femelles.

4.2.2. DÉPLACEMENTS EN MILIEU RURAL.

Nous avons déjà expliqué les raisons pour lesquelles nos chiffres de capture étaient très faibles. Ils nous ont permis cependant d'apprécier dans quelle mesure le

milieu influait sur les déplacements des imagos de *C. p. fatigans*.

A l'exception du premier village, bâti sur une colline, des récoltes positives ont été effectuées dans tous les lieux prospectés, jusqu'à une distance de 3,5 kilomètres (tableau 11). Cette absence de moustiques au point de capture le plus proche tendrait à prouver, comme l'avaient montré KLASSEN et HOCKING (1964), que les imagos se déplaceraient dans certaines directions privilégiées qui pourraient être celles des plus basses lignes d'horizon.

Les moustiques marqués n'ont été récoltés qu'à partir du deuxième jour, mais ils n'en avaient pas moins couvert, en une période relativement courte, une distance très supérieure à celle parcourue dans le même temps par les individus de la même espèce, en milieu urbain.

Ici aussi, les déplacements des mâles semblent de plus faible envergure que ceux des femelles.

Les déplacements de *C. p. fatigans* en milieu rural diffèrent donc de ceux accomplis en milieu urbain, au moins dans deux domaines : les distances parcourues sont beaucoup plus élevées, la vitesse du déplacement est beaucoup plus rapide.

4.2.3. DISCUSSION.

Plusieurs sortes de déplacements ont été décrites dans notre revue bibliographique. De quel type relèvent ceux effectués par *C. p. fatigans* ?

Les femelles, nous l'avons vu, effectuent leur premier vol au plus tard 24 heures après l'émergence. Certaines sont âgées de quelques heures seulement. Un tel vol est-il orienté ? Nous ne le pensons pas. En effet ces femelles sont trop jeunes pour prendre un repas de sang et attendront, avant de le faire, d'avoir des follicules au stade II début. D'autre part le vol destiné à la recherche d'un abri paraît peu probable. Rappelons en effet que les puisards d'où elles sont issues offrent généralement un abri parfait. La surface de l'eau étant généralement au-dessous du niveau du sol elles peuvent se poser sur les parois du gîte, tandis que les divers objets qui obstruent souvent l'ouverture les protègent contre la plupart des causes de nuisance. D'ailleurs les études sur les lieux de repos de cette espèce ont montré que les jeunes femelles venant d'éclore cherchaient refuge dans des puits secs, ou contenant de l'eau mais creusés sur le modèle des gîtes productifs (SUBRA, 1970). Certaines femelles quittent donc les gîtes d'où elles sont issues pour se réfugier dans les abris offrant des conditions de milieu semblables et il nous paraît peu probable dans ces conditions que de tels vols soient orientés. Nous pensons donc que ce premier vol est du type dispersif et qu'il correspond au « non-appetential flight » des auteurs anglo-saxons. Il répondrait de la part de

l'insecte à un besoin de déplacement que LINDQUIST *et al.* (1967) dénomment « an urge to flight ».

Les autres vols seront sans doute du type « appetential-flight » puisqu'ils sont déterminés par la recherche d'un hôte, ensuite de lieux de repos appropriés, et enfin d'un gîte convenable pour l'oviposition. Le déplacement suivant l'oviposition semble dans certains cas plus étendu que les autres. Il n'est pas impossible qu'il soit aussi de nature différente. Plusieurs auteurs ont admis, en tous cas, qu'après le premier repas sanguin, les femelles de certaines espèces de moustiques étaient susceptibles d'entreprendre des vols à grande distance, non déterminés par un besoin végétatif quelconque. Nous rappellerons à ce sujet les travaux de GARRETT-JONES (1962) et ceux de WADA *et al.* (1969). Dans le cas de *C. p. fatigans*, il est malheureusement impossible de prouver l'existence de tels vols, étant donné la faiblesse des déplacements effectués en milieu urbain.

Il est possible, en milieu urbain, de fixer approximativement la distance parcourue par les femelles lors du vol non orienté qui suit le départ du gîte, après l'émergence. En effet, la recherche d'un lieu de repos ou d'un hôte n'exigeant pas de déplacements importants, les captures effectuées le premier jour permettent de s'en faire une idée assez exacte.

En milieu rural, cette évaluation est plus difficile. Lorsque le vol non orienté sera terminé, la femelle se mettra en quête d'un abri. La recherche d'un hôte exigera ensuite un nouveau déplacement qui pourra être important s'il n'y a pas d'hôte à proximité. Mais il ne nous est pas possible en milieu rural de fixer l'importance du vol non orienté et des vols orientés. Les chances pour que le vol non orienté s'achève à proximité d'une source de sang sont tout de même minimales. Aussi nous pensons que les deux types de vols sont plus importants qu'en milieu urbain, ce qui pourrait être l'explication au moins partielle aux différences de distances parcourues dans l'un et l'autre cas.

4.3. Conclusions.

Nous pouvons conclure de ces observations que la nature des déplacements effectués par *C. p. fatigans* est considérablement influencée par le milieu dans lequel vit l'insecte. Les distances parcourues et la rapidité du vol en zone urbaine sont loin d'atteindre les possibilités réelles du moustique, comme l'a montré l'étude faite hors de Bobo-Dioulasso. Dans le premier cas, les déplacements semblent donc limités par la nature du milieu où vit l'insecte, dans le deuxième cas, cette limite serait uniquement déterminée par les capacités de vol de l'espèce.

Comme dans le cas de la longévité, il sera discuté ultérieurement de l'influence de ces déplacements sur la dynamique des populations imaginaires de *C. p. fatigans* (SUBRA, *sous presse*).

REMERCIEMENTS

Nous adressons nos remerciements aux personnes qui nous ont apporté leur aide au cours de la réalisation de notre travail : M. le Professeur BERGERARD, M. le Professeur GRENIER, M. J. HAMON, M. R. LE BERRE, M. le Docteur B. DE MEILLON, M. J. MOUCHET. Nous remercions également M^{me} RAZAFINDRASOLO et M. P. SALES qui ont exécuté les figures illustrant ce travail.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 25 novembre 1971

BIBLIOGRAPHIE ³

- AARONS (T.), WALKER (J. R.), GRAY (H. F.) and MEZGER (E. G.), 1951. — Studies of the flight range of *Aedes squamiger* (Coquillett). *Proc. Pap. 19th ann. Conf. Calif. Mosq. Centr. Ass.*, 65-69.
- ABDEL-MALEK (A. A.) and ABDEL-AAL (M. A.), 1966. — Study of the dispersion and flight range of *Anopheles sergenti* Theo. in Siwa oasis using radioactive isotopes as markers. *Bull. Org. mond. Santé*, **35**, 368-973.
- AFRIDI (M. K.) and MAJID (S. A.), 1938 a. — Observations on the range of dispersion of *Culex fatigans* and its infiltration into Delhi urban area. *J. Malar. Inst. India*, **1**, 155-167.
- AFRIDI (M. K.) and MAJID (S. A.), 1938 b. — Malaria in Bahrein Islands (Persian Gulf). *J. Malar. Inst. India*, **1**, 427-472.
- AFRIDI (M. K.), MAJID (A.) and SHAH (I. H.), 1940. — Studies on the behaviour of adult *Anopheles culicifacies*. Part II. *J. Malar. Inst. India*, **3**, 23-51.
- ANDREWARTHA (H. G.), 1961. — Introduction to the study of animal populations. *Phoenix Sc. Ser*, The University of Chicago Press, Chicago, 281 p.
- ANONYME, 1964. — Terminologie du paludisme et de l'éradication du paludisme. *Org. mond. Santé*, Genève, 176 p.
- ASAHINA (S.), 1970. — Transoceanic flight of mosquitoes on the Northwest Pacific. *Japan. J. med. Sci. Biol.*, **23**, 255-258.
- BANG (F. B.), QUINBY (G. E.) and SIMPSON (T. W.), 1943. — Studies on *Anopheles walkeri* Theobald conducted at Reelfoot Lake, Tennessee, 1935-1941. *Amer. J. trop. Med.*, **23**, 247-273.
- BARROWMAN (B.), 1939. — Replanting and Malaria. *J. Malaya Br. Brit. med. Ass.*, **3**, 170-174.
- BATES (M.), 1949. — The natural history of mosquitoes. The Macmillan company, New York, 379 p.
- BONNET (D. D.) and WORCESTER (D. J.), 1946. — The dispersal of *Aedes albopictus* in the territory of Hawaii. *Amer. J. trop. Med.*, **26**, 465-476.

- BRUCE-CHWATT (L. J.), 1950. — Recent studies in insects vectors of yellow fever and malaria in British West Africa. *J. trop. Med.*, **53**, 71-79.
- BRUCE-CHWATT (L. J.), 1956. — Radioisotopes for research and control of mosquitoes. *Bull. Org. mond. Santé*, **15**, 491-511.
- BURCA (B. de), 1939. — Note on anti-malaria measures in Quetta Cantonment during 1938. *J. Malar. Inst. India*, **2**, 121-130.
- CAMBOURNAC (F. J. C.) and HILL (R. B.), 1938. — The biology of *Anopheles maculipennis* var. *atroparvus* in Portugal. *Acta Conv. ter. Malar. Morb.*, **2**, 178-184.
- CHAUVET (G.), 1969. — Etudes, en particulier au moyen de radioisotopes, sur l'éthologie et la physiologie comparées des espèces A et B du complexe *Anopheles gambiae* dans une zone de sympatrie à Madagascar. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **7**, 61-91.
- CLARK (L. R.), GEIER (P. W.), HUGHES (R. D.) and MORRIS (F. F.), 1967. — The ecology of insect populations in theory and practice. METHUEN and Co., London, 232 p.
- CLARKE (J. L.), 1943. — Studies of the flight range of mosquitoes. *J. econ. Ent.*, **36**, 121-122.
- CLEMENTS (A. N.), 1963. — The physiology of mosquitoes. Pergamon Press, Oxford, London, New York, Paris, 393 p.
- COLLESS (D. H.), 1953. — Observations on the flight range of *A. balabacensis* Baisas (= *A. leucosphyrus*, auct.). *Med. J. Malaya*, **7**, 179-184.
- CORREA (R. R.), LIMA (F. O.) and CODA (D.), 1950. — Observations on the flight and longevity in nature of *Anopheles albitarsis domesticus*. *J. nat. Malar. Soc.*, **9**, 280-284.
- COZ (J.), GRUCHET (H.), CHAUVET (G.) et COZ (M.), 1961. — Estimation du taux de survie chez les anophèles. *Bull. Soc. Path. exot.*, **54**, 1353-1358.
- DAGGY (R. H.), 1945. — The biology and seasonal cycle of *Anopheles farauti* on Espiritu Santo, New Hebrides. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **38**, 1-13.
- DAVIDSON (G.), ODETOYINBO (J. A.), COLUSSA (B.) et COZ (J.), 1969. — A field attempt to assess the mating competitiveness of sterile males produced by crossing two members species of the *Anopheles gambiae* complex. *Bull. Org. mond. Santé*, **42**, 55-67.
- DETINOVA (T. S.), 1963. — Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge les diptères présentant une importance médicale. *Org. mond. Santé, Sér. Monogr.*, **47**, 220 p.
- DOW (R. P.), REEVES (W. C.) and BELLAMY (R. E.), 1965. — Dispersal of female *Culex tarsalis* into a

(3) Les références marquées d'un astérisque (*) n'ont pas été consultées dans leur langue originale ; nous en avons pris connaissance par un résumé en langue anglaise.

- larvicided area. *Amer. J. Trop. Med. Hyg.*, **14**, 656-670.
- EDDY (G. W.), ROTH (A. R.) and PLAPP jr. (F. W.), 1962. — Studies on the flight habits of some marked insects. *J. econ. Ent.*, **55**, 603-607.
- EDMAN (J. D.) and BIDLINGMAYER (W. L.), 1969. — Flight capacity of blood-engorged mosquitoes. *Mosq. News*, **29**, 386-392.
- ELMORE (C. M.) and SCHOOF (H. F.), 1963. — Dispersal of *Aedes taeniorhynchus* Wiedemann near Savannah, Georgia. *Mosq. News*, **23**, 1-7.
- EYLES (D. E.), 1944. — A critical review of the literature relating to the flight and dispersion habits of Anopheline mosquitoes. *Publ. Hlth Bull.*, **287**, 1-39.
- EYLES (D. E.), SABROSKY (C. W.) and RUSSEL (J. C.), 1945. — Long range dispersal of *Anopheles quadrimaculatus*. *Publ. Hlth. Rep.*, **60**, 1265-1273.
- FAY (R. W.), BAKER (J. T.) and JENSEN (J. A.), 1959. — Radioactive tagging of *Culex quinquefasciatus* (Say) with P32. *Mosq. News*, **19**, 139-143.
- FOLEY (H.), 1930. — Mœurs et médecine des touaregs de l'Ahaggar, Alger, 130 p.
- FUSSELL (E. M.), 1964. — Dispersal studies on radioactive-tagged *Culex quinquefasciatus* Say. *Mosq. News*, **24**, 422-426.
- GARRETT-JONES (C.), 1957. — Migratory flight in anopheline mosquitos in the Middle East. *Bull. endemic Dis.* (Baghdad), **2**, 79-87.
- GARRETT-JONES (C.), 1962. — The possibility of active long-distance migrations by *Anopheles pharoensis* Theobald. *Bull. Org. mond. Santé*, **27**, 299-302.
- GILLIES (M. T.), 1953. — The duration of the gonotrophic cycle in *Anopheles gambiae* and *Anopheles funestus* with a note on the efficiency of hand catching. *E. afr. med. J.*, **30**, 129-135.
- GILLIES (M. T.), 1955. — The pre-gravid phase of ovarian development in *Anopheles funestus*. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **49**, 320-325.
- GILLIES (M. T.), 1961. — Studies on the dispersion and survival of *Anopheles gambiae* Giles in East Africa, by means of marking and release experiments. *Bull. ent. Res.*, **52**, 99-127.
- GILLIES (M. T.), 1963. — Observations on nulliparous and parous rates in some common African mosquitoes. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **57**, 235-442.
- GILLIES (M. T.) and WILKES (T. J.), 1963. — Observations on nulliparous and parous rates in population of *Anopheles funestus* in East Africa. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **57**, 204-213.
- GILLIES (M. T.) et al., 1961. — Guide d'entomologie appliquée à la lutte antipaludique dans la région africaine de l'O.M.S. Org. mond. Santé, Brazzaville.
- HAIKOVA (Z.), 1966. — A study on gonotrophic cycles of the mosquito *Aedes vexans* Meig. in South Moravia. *Folia Parasitol.*, **13**, 361-370.
- HAMON (J.), 1953. — Etudes biologique et systématique des Culicidae de l'île de La Réunion. *Mém. Inst. scient. Madagascar (E)*, **4**, 521-541.
- HAMON (J.), ADAM (J. P.) et GRJEBINE (A.), 1956. — Observations sur la répartition et le comportement des anophèles d'Afrique équatoriale française, du Cameroun et d'Afrique Occidentale. *Bull. Org. mond. Santé*, **15**, 549-591.
- HAMON (J.) et al., 1967. — *Culex pipiens fatigans* Wiedmann, *Wuchereria bancrofti* Cobbolt, et le développement de l'Afrique tropicale. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 217-237.
- HARDEN (F. W.) and CHUBB (H. S.), 1960. — Observations of *Aedes taeniorhynchus* dispersal in extreme south Florida and the Everglades National Park. *Mosq. News*, **20**, 249-255.
- HAYASHI (S.) and KURIHARA (T.), 1965. — Studies on the age of mosquitoes. I. The determination of physiological age of *Culex pipiens pallens* by the relics formed at ovarioles after oviposition. *Jap. J. sanit. Zool.*, **16**, 29-33.
- HOLMES (W. E.), 1939. — The adult Anopheles survey as a routine anti-malarial measure. *J. Malaya Br. Brit. med. Ass.*, **2**, 213-218.
- HOLWAY (R. T.), 1958. — Preliminary notes on light traps and *Culex quinquefasciatus* (Say) dispersal in Hawaii. *Proc. Pap. 26th ann. Conf. Calif. Mosq. Contr. Ass.*, 19-28.
- HORSFALL (W. R.), 1954. — A migration of *Aedes vexans* Meigen. *J. econ. Ent.*, **47**, 544.
- HORSFALL (W. R.) and PORTER (D. A.), 1946. — Biologies of two malaria mosquitoes in New Guinea. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **39**, 549-560.
- HUFFAKER (C. B. and BACK (R. C.), 1945. — A study of the effective flight range, density, and seasonal fluctuations in the abundance of *Anopheles quadrimaculatus* Say in Delaware. *Amer. J. trop. Med.*, **25**, 155-161.
- ITO (S.), 1964. — Collections of mosquitoes by light traps at four stations in Nagasaki. *End. Dis. Bull. Nagasaki Univ.*, **6**, 231-241.
- * IVANOVA (L. V.), 1942. — Observations on dispersion and migration of *Anopheles maculipennis* females in villages on the Istra barrage-lake. *Med. Parasitol.*, **11**, 15-20.
- JENKINS (D. W.) and HASSETT (C. C.), 1951. — Dispersal and flight range of subarctic mosquitoes mar-

- ked with radiophosphorus. *Canad. J. Zool.*, **29**, 178-187.
- JEPSON (W. F.), MOUTIA (A.) and COURTOIS (C.), 1947. — The malaria problem in Mauritius: the bionomics of Mauritian anophelines. *Bull. ent. Res.*, **38**, 177-208.
- JOHNSON (C. G.), 1969. — Migration and dispersal of insects by flight. Methuen and Co. Ltd, London, 763 p.
- KETTLE (D. S.), 1960. — The flight of *Culicoides impunctatus* Goetghebuer (Diptera, Ceratopogonidae) over moorland and its bearing on midge control. *Bull. ent. Res.*, **51**, 461-489.
- KETTLE (D. S.), 1962. — The bionomics and control of *Culicoides* and *Leptoconops* (Diptera, Ceratopogonidae = Heleidae). *Ann. Rev. Ent.*, **7**, 401-418.
- KLASSEN (W.) and HOCKING (B.), 1964. — The influence of a deep river valley system on the dispersal of *Aedes* mosquitos. *Bull. ent. Res.*, **55**, 289-304.
- LACOUR (P.), 1937. — Etude biologique de la race rurale de *Culex pipiens*. Thèse, Paul Vallier édit., Clermont-Ferrand, 125 p.
- Le BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). *Mém. ORSTOM, Paris*, **17**.
- LEVI-CASTILLO (R.), 1945. — *Anopheles pseudopunctipennis* in the los Chillos Valley of Ecuador. *J. econ. Ent.*, **38**, 385-388.
- LINDQUIST (A. W.), IKESHOJI (T.), GRAB (B.), MEILLON (B. de) and KHAN (Z. H.), 1967. — Dispersion studies of *Culex pipiens fatigans* tagged with ³²P in the Kemmendine area of Rangoon, Burma. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 21-37.
- LINLEY (J. R.), 1965. — The ovarian cycle and egg stage in *Leptoconops (Holoconops) bequaerti* (Kieff.) (Diptera, Ceratopogonidae). *Bull. ent. Res.*, **56**, 37-56.
- MACDONALD (W. W.), SEBASTIAN (A.) and TUN (M. M.), 1968. — A mark-release-recapture experiment with *Culex pipiens fatigans* in the village of Okpo, Burma. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **62**, 200-209.
- MAYNE (B.), 1928. — The influence of relative humidity on the presence of parasites in the insect carrier and the initial seasonal appearance of malaria in a selected area in India. *India J. med. Res.*, **15**, 1073-1084.
- MEILLON (B. de), 1934. — Observations on *A. funestus* and *A. gambiae* in Transvaal. *Publ. S. afr. Inst. med. Res.*, **6**, 195-248.
- MEILLON (B. de), SEBASTIAN (A.) and KHAN (Z. H.), 1967 a. — Exodus from a breeding place and the time of emergence from the pupa of *Culex pipiens fatigans*. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 163-167.
- MEILLON (B. de), SEBASTIAN (A.) and KHAN (Z. H.), 1967 b. — Time of arrival of gravid *Culex pipiens fatigans* at an oviposition site, the oviposition cycle and the relationship between time of feeding and time of oviposition. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 39-46.
- MEILLON (B. de), SEBASTIAN (A.) and KHAN (Z. H.), 1967 c. — Cane-sugar feeding in *Culex pipiens fatigans*. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 53-65.
- MOUCHET (J.) et GARIOU (J.), 1960. — Anophélisme et paludisme dans le département bamiléké (Ouest Cameroun). *Recherches Etudes camerounaises*, **1**, 92-114.
- NEWHOUSE (B. A.), 1953. — A progress report of the *Aedes* flight range studies in Kern County. *Proc. Pap. 22nd ann. Conf. Calif. Mosq. Contr. Ass.*, 80-81.
- PHIPPS (J.), 1957. — Observations on the behaviour of culicine mosquitoes in African huts. *Bull. ent. Res.*, **48**, 275-288.
- PROVOST (M. W.), 1952. — The dispersal of *Aedes taeniorhynchus* I. Preliminary studies. *Mosq. News*, **12**, 174-190.
- PROVOST (M. W.), 1957. — The dispersal of *Aedes taeniorhynchus*. II. The second experiment. *Mosq. News*, **17**, 233-247.
- QUAN (S. F.), HARTWELL (W. V.), SCOTT (K. G.) and PENG (C. T.), 1957. — Cerium 144 as a tag for arthropods of medical importance. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg*, **51**, 87-88.
- QUARTERMAN (K. D.), JENSEN (J. A.), MATHIS (W.) and SMITH (W. W.), 1955. — Flight dispersal of rice field mosquitoes in Arkansas. *J. econ. Ent.*, **48**, 30-32.
- QURAIISHI (M. S.), FAGHIH (M. A.) and ESGHI (N.), 1966. — Flight range, lengths of gonotrophic cycles, and longevity of P³²-labelled *Anopheles stephensi my-sorensis*. *J. econ. Ent.*, **59**, 50-55.
- ROCKSTEIN (M.), 1964-1965, — The physiology of insecta. Academic Press, New York and London, 3 vol., 640 + 905 + 692 p.
- ROSS (R.), 1905. — The logical basis of the sanitary policy of mosquito reduction. *Brit. med. J.*, **1**, 1025-1029.
- ROUBAUD (E.), 1929. — Cycle autogène d'attente et générations hivernales suractives inapparentes chez le moustique commun *Culex pipiens* L. *C.R. Acad. Sc., Paris*, **188**, 735.
- ROULE (L.), 1963. — Les radioéléments en parasitologie humaine. *Monographies C.E.A., Paris*, **31**, 58 p.
- ROWLEY (W. A.) and GRAHAM (C. L.), 1968 a. — The effect of age on the flight performance of female *Aedes aegypti* mosquitoes. *J. Insect Physiol.*, **14**, 719-728.

- ROWLEY (W. A.), and GRAHAM (C. L.), 1968 b. — The effect of temperature and relative humidity on the flight performance of female *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.*, **14**, 1251-1257.
- ROWLEY (W. A.), 1970. — Laboratory flight ability of the mosquito, *Culex tarsalis* Coq. *J. med. Ent.*, **7**, 713-716.
- RUSSEL (P. F.), KNIPE (F. W.), RAMACHANDRA RAO (T.) and PUTNAM (P.), 1944. — Some experiments on flight range of *Anopheles culicifacies*. *J. exp. Zool.*, **97**, 135-163.
- SAMARAWICKREMA (W. A.), 1967. — A study of the age-composition of natural populations of *Culex pipiens fatigans* Wiedemann in relation to the transmission of filariasis due to *Wuchereria bancrofti* (Cobbold) in Ceylon. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 117-137.
- SCHNEIDER (F.), 1962. — Dispersal and migration. *Ann. Rev. Ent.*, **7**, 223-242.
- SHAPIRO (J.-M.), SALITERNIK (Z.) and BELFERMAN (S.), 1944. — Malaria survey of the Dead Sea Area during 1942, including the description of a mosquito flight test and its results. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **33**, 95-116.
- SHEMANCHUK (J. A.), SPINKS (J. W. T.) and FREEDEN (F. J. H.), 1953. — A method of tagging prairie mosquitoes (Diptera: Culicidae) with radio-phosphorus. *Canad. Ent.*, **85**, 269-272.
- SHEMANCHUK (J. A.), FREEDEN (F. J. H.) and KRISTJANSON (A. M.), 1955. — Studies on flight range and dispersal habits of *Aedes flavescens* (Müller) (Diptera: Culicidae) tagged with radio-phosphorus. *Canad. Ent.*, **87**, 376-79.
- SINGH (M. V.), AGARWALA (R. S.) and SINGH (N.), 1963. — Note on the flight range of *Culex fatigans*. *Indian J. Malar.*, **17**, 295-296.
- SMITH (G. E.), WATSON (R. B.) and CROWELL (R. L.), 1941. — Observations on the flight range of *Anopheles quadrimaculatus*, Say. *Amer. J. Hyg.*, **34**, 102-113.
- SNOW (W. F.), 1970. — An observation on the effect of vegetation on the flight pattern of *Anopheles melas* and *Aedes chamboni* in the Gambia, West Africa. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **64**, 477.
- SNOW (W. F.) and WILKES (T. J.), 1970. — The height and direction of non-host oriented flight, and the age of *Anopheles melas* in relation to wind direction in the Gambia, West Africa. *Trans. R. Soc. trop. Med. Hyg.*, **64**, 477.
- SOUTHWOOD (T. R. E.), 1966. — Ecological methods. Methuen and Co, London, 391 p.
- STRAHAN (J. H.), 1940. — A review of the results of malaria control on rubber estates in Negri Sembilan South from 1931-1939. *J. Malaya Br. Brit. med. Ass.*, **4**, 53-65.
- SUBRA (R.), 1970. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Lieux de repos des adultes. *Cah. ORSTOM, Sér. Ent. Méd. Parasitol.*, **8**, 353-376.
- SUBRA (R.), BOUCHITE (B.) et GATRAL (Ph.), 1970. — Evaluation à grande échelle du dursban et de l'abate pour le contrôle des larves de *Culex pipiens fatigans* Wiedemann 1828, dans la ville de Bobo-Dioulasso (Haute-Volta). *Méd. trop.*, **30**, 393-402.
- SWELLENGREBEL (N. H.), 1929. — La dissociation des fonctions sexuelles et nutritives (dissociation gonotrophique) d'*Anopheles maculipennis* comme cause du paludisme dans les Pays-Bas et ses rapports avec l'« infection domiciliaire ». *Ann. Inst. Pasteur, Paris*, **43**, 370-1389.
- VISWANATHAN (D. K.), RAMACHANDRA RAO (T.) and RAMA RAO (T. S.), 1945. — The behaviour of *Anopheles fluviatilis*. Part IV. Experiments on the behaviour of gravid females. *J. Malar. Inst. India*, **6**, 243-245.
- WADA (Y.), KAWAI (S.), ODA (T.), MIYAGI (I.), SUENAGA (O.), NISHIGAKI (J.), OMORI (N.), TAKAHASHI (K.), MATSUO (R.), ITOH (T.) and TAKATSUKI (Y.), 1969. — Dispersal experiment of *Culex tritaeniorhynchus* in Nagasaki area (Preliminary Report) *Trop. Med., Nagasaki*, **11**, 37-44.
- WALLACE (R. B.), 1939. — The range of flight of *Anopheles maculatus*. *J. Malaya Br. Brit. med. Ass.*, **3**, 22-32.
- WATTAL (B. L.) and KALRA (N. L.), 1963. — Studies on Culicine mosquitoes. 3. Laboratory studies on the effects of the blood of different vertebrates on egg-production and biology of *Culex fatigans* Wied. *Indian J. Malar.*, **17**, 75-73.
- WHITE (G. B.), 1970. — Evidence for *Anopheles squamosus* migration. *Nature, London*, **227**, 739-740.
- WHITEHEAD (F. E.), 1957. — Flight range of rice field mosquitoes. *Bull. Ark. agric. Exp. Sta.*, **590**, 7 p.
- WOLFENBARGER (D. O.), 1946. — Dispersion of small organisms. Distance dispersion rates of bacteria, spores, seeds, pollen, and insects; incidence rates of diseases and injuries. *Amer. Midl. Nat.*, **35**, 1-152.
- WOLFINSOHN (M.) and GALUN (R.), 1953. — A method for determining the flight range of *Aedes aegypti* (Linn.). *Bull. Res. Coun. Israel*, **2**, 433-436.
- YASUNO (M.) and HARINASUTA (C.), 1968. — The studies of the behavior of *Culex pipiens fatigans* with special reference to dispersal, mating and feeding. *Jap. J. Expt. Med.*, **37**, 525-534.
- ZUKEL (J. W.), 1945. — Marking *Anopheles* mosquitoes with fluorescent compounds. *Science*, **102**, 157.

Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans*
Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae)
dans une zone urbaine de savane soudanienne Ouest-Africaine (1)
Dynamique des populations imaginale

R. SUBRA

Entomologiste médical de l'O.R.S.T.O.M.
Centre de Tananarive, B.P. 434. (Rép. malgache)

RÉSUMÉ.

Cet article fait la synthèse de travaux précédents au cours desquels ont été étudiés les facteurs qui, à Bobo-Dioulasso, conditionnent la dynamique des populations imaginale de *C. p. fatigans*.

L'implantation de cette espèce en Afrique de l'Ouest est brièvement retracée, puis sont examinées les raisons, classiquement admises, de sa pullulation en milieu urbain : emploi massif des insecticides et progrès rapides de l'urbanisation. L'auteur émet une hypothèse supplémentaire susceptible d'expliquer certains cas particuliers où les insecticides n'ont pas joué le rôle majeur qui leur est attribué habituellement : l'usage sans cesse croissant des lessives et détergents industriels aurait modifié la nature des gîtes larvaires dans un sens favorable à *C. p. fatigans* et serait une des causes du maintien de cette espèce dans les zones urbaines même en l'absence d'insecticides.

L'activité humaine est constamment associée à la pullulation de *C. p. fatigans* et ses effets se manifestent notamment sur les populations préimaginales dont la dynamique a d'abord été étudiée au niveau du gîte larvaire, puis à celui de la ville de Bobo-Dioulasso.

Au niveau du gîte larvaire, l'installation des populations préimaginales est d'abord déterminée par l'attraction qu'exercent les eaux de ce gîte sur les femelles gravi-

des. Lorsque les œufs ont été pondus, le devenir des jeunes larves est conditionné par les facteurs écologiques propres à chaque gîte : degré de pollution (une trop grande pollution empêche les larves de se développer) température et quantité de nourriture. Ce dernier facteur influe non seulement sur le nombre d'individus qui atteindront le stade préimaginal, mais encore sur la taille des adultes et par là même sur la fécondité des femelles. Après colonisation du gîte, les densités préimaginales passent par une série de maximums et de minimums, subissant ainsi des variations importantes, dues à l'action de substances toxiques dont l'origine et la nature n'ont pu être déterminées, mais émises très vraisemblablement au moment de la nymphose par les formes préimaginales âgées. Ces substances ont un rôle très important, car elles limitent la taille des populations dans un gîte donné, quelle que soit la nature des autres facteurs.

L'étude de la dynamique des populations préimaginales, au niveau de la ville de Bobo-Dioulasso, a montré qu'en saison sèche chaude la plupart des puisards n'hébergent pas de larves. Le nombre de gîtes positifs va augmenter en début de saison des pluies, en même temps que certains fossés et caniveaux sont aussi occupés par des formes préimaginales. En saison des pluies, la presque totalité des puisards renferment des larves et des nymphes. La fréquence et la violence des précipitations empêchent la colonisation des autres types de gîtes. Par contre en début de saison sèche, la grande majorité des gîtes potentiels renferment d'énormes quantités de formes préimaginales. Puis les fossés et caniveaux vont s'assécher et le nombre de puisards positifs va aller en diminuant, au fur et à mesure que s'avance la saison froide, par suite de l'augmentation du degré de pollution

(1) Ce travail a fait l'objet d'une thèse de Doctorat d'Etat qui a été soutenue le 30 juin 1971 à la Faculté des Sciences d'Orsay. Jury : MM. POSSOMPÈS (Président) BERGERARD (Rapporteur) R. LE BERRE.

des eaux de ces gîtes et aussi de leur manque d'attractivité à l'égard des femelles gravides. Le nombre de puisards négatifs est maximum en saison sèche, au moment où commence un nouveau cycle annuel.

La dynamique des populations imaginale dépend aussi d'un certain nombre de facteurs liés à la phase adulte du moustique, et qui ont été également passés en revue. La dispersion, peu importante chez *C. p. fatigans*, joue dans cette dynamique un rôle négligeable. La fécondité des femelles dépend des données suivantes : nourriture larvaire, nature du repas sanguin, et âge des individus. Leur longévité a été déterminée par le calcul du taux de survie. Les résultats obtenus ont été vérifiés par étude de l'évolution de deux sortes de populations : les unes étaient issues d'un gîte dont la production préimaginale avait été interrompue par épandages insecticides, les autres étaient composées d'individus marqués avec des poudres fluorescentes. Les données recueillies par ces différentes méthodes étaient comparables, et ont montré que la longévité était maximum en saison des pluies, la survie étant plus courte en saison sèche.

Les variations saisonnières des densités imaginale ont été ensuite décrites. L'espèce est peu abondante en saison chaude, puis les densités augmentent régulièrement en début de saison des pluies, et en saison des pluies proprement dite. Elles atteignent leur maximum en début de saison sèche. Elles diminuent ensuite en saison froide et leur valeur est à son minimum en saison sèche chaude.

L'abondance des gîtes positifs et leur rendement sont les éléments déterminants de la dynamique des populations imaginale. L'importance des facteurs liés à la phase imaginale apparaît secondaire dans l'interprétation des variations de densités précédemment décrites.

Dans les années à venir, les progrès de l'urbanisation et l'élévation du niveau de vie des habitants devraient se traduire par la mise en place de conditions nouvelles, favorables à une plus grande pullulation de *C. p. fatigans*. L'immigration de plus en plus importante, vers les villes, d'habitants originaires de zones rurales où la filariose de Bancroft est largement répandue, risque de se traduire par l'implantation de cette maladie en milieu urbain. En effet, les microfilaires de *W. bancrofti* peuvent évoluer chez certaines souches ouest-africaines de *C. p. fatigans* et ce moustique possède, à Bobo-Dioulasso, une longévité suffisamment élevée pour conduire cette évolution, dans la nature, jusqu'au stade infectant. Si l'augmentation des densités de moustiques s'accompagne d'une adaptation des microfilaires au vecteur, comme cela a déjà été décrit dans d'autres régions, les conditions les plus favorables à un haut niveau de transmission de la maladie seront alors réunies.

C. p. fatigans constitue déjà une nuisance grave pour les habitants des zones urbaines et les différentes possibilités de contrôle de ce moustique sont passées en revue.

SUMMARY.

This article synthesizes previous works in which were studied the factors which condition population dynamics of adult *C. p. fatigans* at Bobo-Dioulasso.

Firstly, the author briefly recalls the implantation of the species in West Africa. Then he studies the generally accepted reasons why it pullulates in urban environment : massive application of insecticides and rapid progress of urbanization. He puts forward a supplementary hypothesis likely to explain certain particular cases in which the insecticides did not play the important part which they are usually credited with. The ever increasing use of soaps and industrial detergents might have modified the nature of the larval breeding places in a way favorable to *C. p. fatigans* and would be one of the causes of the survival of this species in the urban zones even without any insecticides.

Human activity is constantly linked with *C. p. fatigans* pullulation and it affects, more particularly, the preimaginal populations whose dynamics were first studied at the level of the larval breeding places and then in the town of Bobo-Dioulasso.

The settling of preimaginal populations at the larval breeding place is primarily determined by the attraction of the waters of this breeding place on gravid females. When the eggs have been laid, the future of the young larvae is conditioned by ecologic factors fit for each breeding place ; degree of pollution (too dense a pollution prevents the larvae from developing), temperature and food quantity. This last factor does not only affect the number of insects which will reach the preimaginal stage but also the size of the adults and, therefore, the fertility of the females. After settling of the breeding site, the preimaginal densities undergo a succession of maxima and minima, thus going through important variations due to the action of toxic substances whose origin and nature could not be determined, but which are very likely emitted at the time of nymphosis by older preimaginal forms. These substances play a very important part, for they limit the size of the population in a given breeding place no matter what the other factors are.

The study of the dynamics of preimaginal populations in the town of Bobo-Dioulasso showed that in the hot dry season most draining wells do not shelter any larvae. The number of positive beds will increase in the beginning of the rainy season. At the same time, some ditches and gutters are also occupied by the preimaginal forms. During the rainy season nearly all draining wells shelter larvae and pupae. The frequency and the violence of precipitations prevent the settling in other types of breeding places. On the other hand, in the beginning of the dry season most potential breeding places shelter enormous quantities of preimaginal forms. Then the ditches and gutters dry up and the

number of positive draining wells decrease as the cold season draws near, on account of the increase of water pollution in these breeding places and also of their lack of attraction for the gravid females. The number of negative draining wells is maximum during the dry season when a new annual cycle begins.

The dynamics of the imaginal populations also depend on a certain number of factors linked to the adult stage of the mosquito, and these factors have been also studied. The dispersion, of little consequence for *C. p. fatigans*, plays a slight part in these dynamics. Female fertility depends upon the following particulars: larvae food, nature of the blood meal and age of the insect. Their life span has been determined by the calculation of the survival rate. The results obtained have been verified by the study of the evolution of two sorts of populations: one sort came from a breeding place whose preimaginal production had been interrupted by insecticide spreading and the other was composed of insects marked with fluorescent powders. The data given by these different methods are comparable and show that the longevity was maximum during the rainy season, the survival being shorter during the dry season.

The seasonal variations of the imaginal densities are then described. The species is scarce during the hot season, then the densities increase regularly in the beginning of the rainy season and during that very season. They reach their maximum in the beginning of the dry season. They then decrease during the cold season, and their number is the lowest during the dry hot season.

The abundance of positive breeding places and their production are the determining elements of the dynamics of imaginal populations. The importance of the factors tied to the imaginal stage seems to be secondary in the interpretation of the previously described density variations.

In the years to come, the progress of urbanization and the higher standard of living of the inhabitants should bring about new conditions favorable to a greater pullulation of *C. p. fatigans*. Increasing immigration toward cities of rural zone inhabitants, where the Bancroftian filariasis is widely spread, may result in the implantation of this disease in urban centers. In fact, the microfilariæ of *W. bancrofti* can develop in some West african strains of *C. p. fatigans*. In Bobo-Dioulasso, this mosquito can live long enough, in nature, to lead this evolution as far as the infecting stage. If the increase in the density of mosquitoes is accompanied by an adaptation of the microfilariæ to the vector, as it has already been described in other regions, the most favorable conditions to a high degree of transmission of the disease will then be fulfilled.

C. p. fatigans already constitutes a serious nuisance for urban zones inhabitants, and the different possible controls over this mosquito are surveyed.

INTRODUCTION.

C. p. fatigans est un moustique cosmotropical, vivant essentiellement en milieu urbain. Dans la plupart des cas, il est l'espèce dominante et souvent unique des populations culicidiennes des grandes agglomérations tropicales. Cette situation est relativement récente au moins en Afrique de l'Ouest, où jusqu'à la veille de la deuxième guerre mondiale, *C. p. fatigans* était localisé à quelques grandes villes, essentiellement dans les régions côtières.

Dès 1902, il est déjà présent à Bathurst, en Gambie (DUTTON, 1902, in SIMPSON, 1911). En 1905, LAVERAN signale sa présence à Konakry, en Guinée. Son implantation au Ghana est relativement ancienne, puisque dès 1914, SIMPSON le récolte à Accra, en assez grands nombres, au moins à l'état larvaire. En 1919, il est présent à Kaduna, dans le Nord Nigéria, mais en quantités réduites puisqu'il ne représente que 0,16 % du total des moustiques du groupe *Culex* récoltés à l'intérieur des habitations (JOHNSON, 1918-1919). Quelques années plus tard, il semble encore absent de Sierra-Léone (EVANS, 1926, HICKS, 1932) mais dès cette époque BEQUAERT (in STRONG, 1930), qui l'a récolté en abondance à Monrovia en 1926, le considère comme l'espèce la plus commune de la plupart des grandes villes ouest-africaines, ce que confirmera d'ailleurs MATHIS (1935) à Dakar.

Cependant l'extension de l'espèce à toutes les zones urbaines d'Afrique de l'Ouest remonte au lendemain de la deuxième guerre mondiale. Sa pullulation est encore plus récente, puisque dans le cas particulier de Bobo-Dioulasso, *C. p. fatigans* était encore peu abondant en 1952-53 (HAMON *et al.*, 1967).

La pullulation de *C. p. fatigans* en milieu urbain pose un double problème de santé publique. Par les multiples piqures qu'elles infligent aux habitants des zones urbaines, les femelles sont la cause d'une grande nuisance. De plus cette espèce est le vecteur habituel, en milieu urbain de la filariose à *Wuchereria bancrofti* Cobbold, 1877. Cette maladie ayant une évolution très lente, il n'est pas encore possible d'affirmer qu'elle s'est déjà implantée dans les villes d'Afrique de l'Ouest, mais sa présence a été signalée à de nombreuses reprises en milieu rural. Aussi les migrations humaines, des zones rurales vers les villes, et le fait que certaines souches (« Bobo-Dioulasso » et « Dakar ») sont susceptibles, en laboratoire, de conduire les microfilaires jusqu'au stade infectant (SUBRA, 1965 ; JUMINER *et al.*, 1968) rendent la situation préoccupante.

Afin d'apprécier ces risques d'implantation de la filariose à *W. bancrofti*, une étude écologique du moustique a été effectuée à Bobo-Dioulasso (Haute-Volta) après qu'il ait été montré que les incompatibilités sexuelles n'étaient pas un facteur d'hétérogénéité pour la pullulation de *C. p. fatigans* de cette ville (SUBRA, 1972 a). Cette étude avait pour but de préciser certains aspects

du comportement de l'insecte, en relation avec la transmission de la maladie, d'apporter des informations sur la longévité de l'espèce et la dynamique des populations. Elle devait permettre aussi, à partir des données ainsi recueillies de préconiser les méthodes de lutte les plus rationnelles, compte tenu des conditions locales particulières, propres au milieu urbain ouest-africain. Enfin, sur le plan de la connaissance pure, cette étude devait fournir certaines précisions sur cette espèce qui est représentative d'un groupe très particulier de moustiques et, selon MATTINGLY (1962 a), est susceptible d'apporter des enseignements qu'aucune autre espèce ne pourrait fournir.

Dans le présent travail qui constitue une synthèse d'observations antérieures, nous exposerons d'abord les causes de l'implantation de *C. p. fatigans* en milieu urbain ouest-africain. Le milieu dans lequel vit une espèce influe considérablement sur la dynamique des populations. Nous en définirons donc les principales caractéristiques : climatologie et surtout habitat humain, dont le rôle est capital dans le cas de *C. p. fatigans*. Nous examinerons ensuite les facteurs conditionnant la dynamique des populations préimaginales et imaginales. A la lumière de ces données, nous décrirons et interpréterons les variations saisonnières des densités imaginales de cette espèce à Bobo-Dioulasso, et discuterons de son possible rôle vecteur de la filariose de Bancroft en Afrique de l'Ouest.

1. CAUSES DE LA PULLULATION DE *C. P. FATIGANS* EN AFRIQUE DE L'OUEST.

Deux causes ont été avancées pour expliquer cette pullulation : l'usage des insecticides d'une part, et les progrès de l'urbanisation d'autre part (MATTINGLY, 1962 b).

Les insecticides organo-chlorés ont éliminé les espèces de moustiques sensibles et *C. p. fatigans*, devenu rapidement résistant à ces produits, a pu ainsi coloniser l'espace laissé disponible par la disparition de ces espèces concurrentes.

Les progrès de l'urbanisation n'ont pas été généralement suivis par la mise en place de systèmes rationnels d'évacuation des eaux usées, ce qui a entraîné l'installation de gîtes larvaires particulièrement favorables au développement des formes préimaginales de *C. p. fatigans*.

Pour SERVICE (1966) la pullulation de *C. p. fatigans* serait due surtout à l'usage des insecticides. Cet auteur base son hypothèse sur le fait qu'à Kaduna, d'autres espèces vivant en milieu urbain, comme *Culex nebulosus* Theobald, 1901, ont été éliminées par *C. p. fatigans*, bien qu'ayant un développement préimaginal plus rapide,

ce qui aurait dû donc leur conférer un certain avantage dans les cas de compétition au niveau des gîtes. Par contre les applications de DDT auquel *C. nebulosus* est très sensible auraient joué un rôle majeur dans l'établissement de *C. p. fatigans*.

Enfin, l'usage des insecticides aurait eu pour conséquence l'abandon de la destruction des collections d'eau susceptibles d'héberger des larves de moustiques, entraînant ainsi la création de nouveaux gîtes (MOUCHET *et al.*, 1960 ; MATTINGLY, 1963).

Les raisons de l'implantation de *C. p. fatigans* en milieu urbain apparaissent donc multiples et les hypothèses émises à ce sujet nous paraissent devoir faire l'objet d'un certain nombre de remarques.

Si les insecticides organo-chlorés ont été largement utilisés à Bobo-Dioulasso pendant une certaine période, leur emploi au moment de nos observations était très sporadique et des plus limités. Les espèces concurrentes de *C. p. fatigans* n'en ont pas pour autant ralenti sa pullulation en occupant à nouveau ses gîtes larvaires. *Culex cinereus* Theobald, 1901, est bien présent, mais durant une courte période de l'année et, de plus, cette espèce a tendance à coloniser des gîtes plus pollués que *C. p. fatigans*. Cependant, lorsque ces deux espèces occupent des gîtes communs, l'une et l'autre peuvent être très largement représentées (SUBRA, 1971 a). Aussi l'hypothèse de la concurrence interspécifique ne nous semble pas déterminante dans le cas de *C. cinereus*.

D'autre part, d'après les déclarations des habitants, certains puisards avaient été creusés avant que ne soient utilisés les insecticides organo-chlorés. Donc malgré un stade d'urbanisation déjà assez avancé, *C. p. fatigans* n'en demeurerait pas moins une espèce peu abondante. L'usage des insecticides et les progrès de l'urbanisation ne suffisent pas dans ces conditions pour expliquer la colonisation du milieu urbain par cette espèce.

Un exemple particulièrement intéressant est d'ailleurs venu étayer cette hypothèse. *C. p. fatigans* est très abondant dans la ville de Mopti au Mali. D'après les renseignements que nous avons pu obtenir aucun traitement avec des insecticides organo-chlorés n'a été effectué dans cette zone urbaine, ce que confirme d'ailleurs la sensibilité au D.D.T. d'une souche locale (MOUCHET *et al.*, 1968). Située en bordure d'un grand fleuve, Mopti se caractérise par un habitat de type traditionnel et les éventuelles modifications de milieu apportées par l'urbanisation ne peuvent à elles seules expliquer l'implantation de ce moustique.

Nous avons été amenés alors à rechercher s'il n'existait pas un facteur supplémentaire, d'existence récente, susceptible de pallier à l'insuffisance des deux hypothèses précédentes. Au cours des dernières années, par suite de la relative amélioration du niveau de vie, l'usage des lessives et savons industriels s'est considérablement

accru en Afrique de l'Ouest. Ces produits ont la plupart du temps supplanté et même entièrement remplacé les savons traditionnels. Il n'est pas douteux que la nature des eaux usées qui en renferment ait été considérablement modifiée. *C. p. fatigans* aurait trouvé là un milieu particulièrement favorable à son développement, alors que les espèces concurrentes auraient eu plus de mal à s'y maintenir.

L'implantation de *C. p. fatigans* pourrait donc se résumer de la manière suivante : les traitements insecticides éliminent les espèces concurrentes de ce moustique qui peut occuper les gîtes ainsi disponibles, d'autant plus qu'il trouve dans le milieu modifié par l'usage des détergents des conditions de développement optimum. Même en l'absence d'insecticides ces espèces concurrentes ne peuvent se réinstaller que difficilement dans les gîtes par suite de ces modifications. L'urbanisation accélérée entraîne une multiplication des gîtes larvaires, qui a pour conséquences la pullulation de *C. p. fatigans*. En l'absence de tout traitement insecti-

cide, les détergents auraient éliminés à eux seuls les autres espèces, mais de manière beaucoup plus progressive.

2. DESCRIPTION DE LA ZONE D'ETUDE.

2.1. Climatologie.

La ville de Bobo-Dioulasso est située dans le sud-ouest de la Haute-Volta, en zone de savane soudanienne, à la limite de la savane guinéenne.

Durant 7 mois de l'année, la hauteur des pluies est supérieure à 25 mm, les précipitations les plus élevées étant enregistrées en juillet, août et septembre. La saison des pluies proprement dite s'étend sur cette période de 3 mois durant laquelle les variations de la température sont les plus réduites et l'humidité relative la plus élevée (tabl. I).

TABLEAU 1. — Moyennes mensuelles climatiques relevées à Bobo-Dioulasso

Mois de l'année	TEMPÉRATURES EN DEGRÉS C (1951 à 1963)			HUMIDITÉS RELATIVES EXPRIMÉES en % (1951 à 1963)			PLUVIOMÉTRIE (1960 à 1970)	
	6 h	12 h	18 h	6 h	12 h	18 h	Nombre de jours de pluie	PRÉCIPITATIONS (en mm)
Janvier	18,2	30,4	30,7	41	15	20	0,2	1,6
Février	20,9	32,3	33,0	43	19	20	0,5	4,4
Mars	23,6	33,6	34,2	50	25	23	2,5	18,9
Avril	24,8	33,1	33,1	70	41	38	5,7	44,4
Mai	24,1	31,4	31,1	83	53	53	9,7	94,8
Juin	22,6	29,3	28,9	90	62	64	13,6	133,1
Juillet	21,7	27,6	26,9	93	69	72	16,8	260,7
Août	21,6	26,6	26,0	96	74	77	21,8	326,0
Septembre ..	21,4	27,9	26,4	96	69	76	18,0	213,5
Octobre	21,7	30,7	28,3	90	54	65	8,0	74,1
Novembre ...	20,7	32,2	29,3	76	35	46	1,4	7,5
Décembre ...	18,0	30,3	28,9	51	18	28	0,5	2,2

En octobre les pluies diminuent considérablement et cessent en novembre. Cette période qui est considérée comme le début de la saison sèche est caractérisée par des températures plus élevées et un abaissement de l'humidité relative.

Les trois mois suivants (décembre, janvier, février) correspondent à la saison froide. Température et humidité relative atteignent alors leur valeur la plus basse.

La saison sèche et chaude s'étend sur les mois de mars et avril. Elle est caractérisée par des températures élevées et une augmentation de l'humidité relative. Les

pluies débutent parfois en avril, mais le plus souvent en mai, précédant les fortes précipitations de la saison des pluies.

2.2. Le milieu humain et ses relations avec *C. p. fatigans*.

Bobo-Dioulasso est peuplée de 70 000 habitants environ, d'ethnies variées, mais se rattachant essentiellement au rameau des Bobos. La ville présente un aspect

assez homogène. Elle est traversée par des rues larges et droites, bordées de fossés et de caniveaux qui sont à certaines époques de l'année des gîtes à *C. p. fatigans*.

Les habitations à toit plat sont construites en boue séchée (« banco ») et ne possèdent généralement pas d'étage. Elles sont groupées autour d'une cour centrale, parfois plantée de quelques manguiers et l'ensemble est appelé communément concession. Ces concessions sont la plupart du temps mitoyennes.

Chaque habitation se compose habituellement d'une cuisine et d'une ou plusieurs chambres. Généralement les repas sont préparés à l'extérieur dans la cour. L'eau est fournie soit par des fontaines publiques, soit le plus souvent par des puits. Elle peut être stockée dans de grandes jarres de terre appelées « canaris », qui sont aussi utilisées pour la macération du riz ou du mil et dont le rôle dans l'oviposition des femelles de *C. p. fatigans* a été précisé dans un précédent travail (SUBRA, 1971 b).

Les habitants n'effectuent généralement pas leur toilette dans les habitations, mais dans un abri sans toit, aménagé dans la concession. Par suite des fortes densités de population humaine, les eaux de toilette et aussi celles utilisées pour la lessive ne sont pas répandues dans la cour de la concession, mais s'écoulent dans des puisards creusés hors de la concession, en bordure des rues. Ces puisards peuvent être de simples trous, aux contours mal délimités, creusés plus ou moins profondément dans le sol. D'autres fois leur ouverture est entourée d'une bordure de pierres ou de ciment. Cette ouverture peut être obstruée par divers objets qui ne l'isolent pas entièrement de l'extérieur. Aussi, en saison des pluies, certains puisards recueillent des quantités parfois importantes d'eaux de ruissellement. Les puisards constituent les gîtes essentiels à *C. p. fatigans*, d'une part parce qu'ils offrent d'excellentes conditions au développement des formes préimaginales, d'autre part en raison de leur nombre élevé (un ou deux par concession).

Les formes préimaginales ont donc la possibilité de se développer à proximité des habitations, à quelques mètres seulement des humains sur lesquels les femelles se gorgeront, et ceci d'autant plus facilement que l'emploi des moustiquaires est encore très peu répandu.

La description précédente ne s'applique pas aux quartiers résidentiels, au demeurant assez peu étendus, et qui, par rapport aux quartiers traditionnels, offrent aux formes préimaginales et imaginales des conditions de développement parfois différentes. Les puisards y sont en effet soustraits à l'influence des précipitations et les eaux qu'ils reçoivent ne doivent subir, au cours de l'année, que de faibles variations aussi bien qualitatives que quantitatives. Le contact homme-moustique y est moins poussé, les habitants dormant toujours sous moustiquaire.

Notre étude écologique n'intéressera que les quartiers traditionnels de la ville, car ils sont les plus im-

portants, tant du point de vue de la population humaine que de la superficie qu'ils occupent. De plus c'est dans ces quartiers que le problème de l'implantation et de la transmission éventuelle de la filariose de Bancroft se pose avec le plus d'acuité.

3. FACTEURS LIES A LA PHASE PREIMAGINALE.

La dynamique des populations préimaginales sera étudiée sous deux angles différents : au niveau de chaque gîte larvaire et au niveau de la ville de Bobo-Dioulasso.

3.1. Dynamique au niveau du gîte larvaire.

Ce chapitre n'intéresse que les puisards qui sont, comme nous l'avons déjà indiqué, les gîtes les plus importants à *C. p. fatigans*.

L'implantation d'une population préimagine dans un gîte est conditionnée par deux types de données : l'attractivité de ce gîte à l'égard des femelles gravides qui vont y déposer leurs œufs et les conditions qu'il va offrir aux jeunes larves pour assurer leur développement, ces conditions dépendant évidemment des caractéristiques écologiques du gîte : température et composition chimique de l'eau, quantité de nourriture, présence ou absence de prédateurs et de parasites. Lorsque ce gîte aura été colonisé, les formes préimaginales vont y créer des conditions particulières qui auront une importance capitale sur la dynamique de leurs populations.

Dans les différents facteurs que nous avons énumérés ci-dessus, nous n'avons pas fait mention des facteurs anthropiques. En fait l'action de l'homme dans la dynamique des populations préimaginales est sensible à plusieurs niveaux : existence même des gîtes, structure des puisards agissant sur la température et l'attractivité des eaux qu'ils renferment, quantité de nourriture disponible. Ces divers points vont être traités dans les paragraphes suivants et il conviendra donc de ne pas perdre de vue la part qui revient à l'activité humaine dans la manifestation de ces différents facteurs.

3.1.1. ATTRACTIVITÉ DES GÎTES A L'ÉGARD DES FEMELLES GRAVIDES.

Cette rubrique a déjà été exposée en détail dans un travail antérieur (SUBRA, 1971 b). Rappelons que l'attractivité des gîtes est fonction de la composition chimique de l'eau et de leur structure (volume d'eau, profondeur, degré d'obstruction).

Les eaux des gîtes contiennent diverses substances attractives dont la nature chimique n'a pas été parfaitement établie. Ces substances ne sont pas présentes

dans les gîtes de façon permanente et, en saison sèche notamment, certains puisards ne renferment pas de larves bien qu'ils semblent offrir des conditions favorables au développement des formes préimaginales. Dans les chapitres suivants nous mettrons l'accent sur l'importance de ce phénomène.

La structure des puisards est également un élément important conditionnant l'oviposition des femelles gravides : les puisards profonds et découverts recueillent plus de pontes que ceux dont les eaux affleurent à la surface du sol. Le degré d'obstruction de l'ouverture joue aussi un rôle important dans ce domaine et il existe une relation entre le nombre de pontes déposées et ce degré d'obstruction : les pontes sont d'autant plus abondantes que l'ouverture des puits est moins obstruée. Ce phénomène nous a paru devoir être mis en relation avec le choix des lieux de repos par les femelles gravides, bien avant que ne se déclenche le réflexe de ponte.

Ce choix des lieux de ponte a une grande importance puisque d'une manière générale, les femelles déposent leurs œufs dans les gîtes susceptibles d'assurer le meilleur rendement. Les eaux de puisards, qui ont un volume important et peuvent offrir d'excellentes conditions de développement aux larves, sont plus attractives, à quantité égale, que celles des jarres. La structure des puits, qui conditionne leur attractivité, influe également sur cette dynamique : les puits profonds, recueillant plus de pontes que ceux dont l'eau affleure au niveau du sol, ne débordent que rarement en saison des pluies, évitant la disparition de pontes et de jeunes larves.

3.1.2. CARACTÉRISTIQUES DES GÎTES LARVAIRES.

L'influence de ces différents facteurs a également fait l'objet d'un travail précédent (SUBRA, 1971 *a*) et nous en rapporterons seulement les points principaux.

3.1.2.1. Composition chimique et degré de pollution de l'eau.

Les larves de *C. p. fatigans* s'accommodent d'eaux souillées mais, au-delà d'un certain niveau de pollution, elles ne peuvent survivre. En saison des pluies le degré de pollution est tolérable, dans la plupart des cas, par suite de l'apport des eaux de ruissellement. Certains puisards qui renferment alors de très nombreuses formes préimaginales cessent ensuite d'être colonisés au fur et à mesure que l'on avance dans la saison sèche. Cette disparition des larves et des nymphes ne peut être mise sur le compte d'une absence des pontes que l'on peut observer à la surface de l'eau, parfois plusieurs semaines après que ces puisards soient devenus négatifs.

Rappelons aussi dans ce chapitre le pouvoir attractif de certaines des substances chimiques contenues dans l'eau des gîtes larvaires.

3.1.2.2. Température de l'eau.

Les délais s'écoulant entre la ponte et l'éclosion des jeunes larves sont fonction de la température qui agit en outre sur la vitesse de développement des formes préimaginales. A partir d'un seuil de température, au-dessous duquel toute évolution est impossible, les larves se développent d'autant plus rapidement que la température est plus élevée. La même règle vaut d'ailleurs pour la vie nymphale : la vitesse d'apparition des nymphes est d'autant plus rapide, et la durée de ce stade d'autant plus brève, que la température est plus appropriée.

Des températures trop élevées inhibent le développement des formes préimaginales, mais cet aspect de la question ne sera pas abordé ici car l'eau des gîtes larvaires de Bobo-Dioulasso ne semble pas atteindre de telles valeurs.

Dans les puisards de Bobo-Dioulasso, durant la majeure partie de l'année (à l'exception de la saison froide), les délais moyens entre la ponte et l'éclosion sont de l'ordre de 24 à 36 heures. La durée moyenne de la vie larvaire est de 6 à 8 jours, mais une nourriture insuffisante peut la prolonger au-delà. La vie nymphale dure 40 heures environ.

Nous avons montré qu'en saison froide un abaissement de température dans les gîtes contenant de fortes densités entraînait un ralentissement de la vitesse de développement préimaginal, qui avait pour conséquence un surpeuplement des gîtes. Ce surpeuplement était accompagné d'un déséquilibre de la sex-ratio, les mâles devenant plus nombreux que les femelles. L'incidence d'un tel phénomène est évidemment très importante et nous pensons que là se trouve une des causes de la baisse des densités de femelles durant la saison froide.

La température de l'eau des gîtes est évidemment fonction de la température extérieure mais aussi de la structure des gîtes larvaires.

Dans un gîte découvert dont la surface de l'eau affleure au niveau du sol, les variations de température sont beaucoup plus importantes que dans un gîte profond, surtout en saison froide. C'est ainsi qu'il a été relevé, au lever du soleil, des écarts moyens de 6° C entre deux gîtes présentant de telles différences de structure. Aussi convient-il à ce propos de mettre à nouveau l'accent sur l'importance du choix des lieux de ponte par les femelles gravides, au moins pendant la saison froide.

3.1.2.3. Nourriture larvaire.

Son influence s'exerce, d'une part sur les formes préimaginales, d'autre part sur les imagos.

Nous avons pu observer, au laboratoire, que le développement était d'autant plus rapide que la quantité de nourriture dont disposaient les larves était plus appropriée. Une nourriture trop abondante pollue le milieu de façon irréversible et empêche tout développement ultérieur. Une nourriture insuffisante a pour conséquence

un allongement de la durée du temps de développement. De plus, dans ce cas, le nombre de larves atteignant le stade nymphal est d'autant plus faible que cette quantité de nourriture est plus réduite.

Sur le terrain, dans un gîte alimenté uniquement par de l'eau de pluie (il s'agissait d'un puisard abandonné), donc très pauvre en nourriture, nous avons évalué le nombre moyen de larves éclosant quotidiennement et celui des nymphes présentes dans les jours suivants. Les pontes étaient prélevées à la surface de l'eau et comptées tous les jours. L'éclosion se faisait dans des bacs et les jeunes larves étaient remises dans le gîte quelques heures plus tard. Les formes préimaginales de grande taille étaient récoltées à l'aide d'une grande passoire métallique et placées à nouveau dans le gîte après comptage des nymphes. Cette opération avait lieu un jour sur deux, la durée de la vie nymphale étant inférieure à 48 heures.

Le nombre moyen de larves éclosant quotidiennement était de l'ordre de 35 000. Le nombre maximum de nymphes récoltées n'avait pas dépassé 33, la moyenne étant de l'ordre de 20. Très peu de larves pouvaient donc effectuer un développement complet. Il s'agit là évidemment d'un cas assez peu commun mais il illustre bien, nous semble-t-il, l'importance du facteur nourriture.

Comme dans le cas de la température, la vitesse d'apparition des nymphes est d'autant plus rapide que la quantité de nourriture larvaire a été plus appropriée.

L'influence de la nourriture larvaire sur les adultes se manifeste au niveau de la taille des individus et surtout de la fécondité des femelles. La taille des femelles est d'autant plus petite qu'elles ont reçu à l'état larvaire une quantité de nourriture insuffisante. Nous avons pu observer que pour des moustiques gorgés sur le même hôte, le nombre des œufs pondus variait dans le même sens que cette taille, ce qui démontre donc l'importance de la nourriture larvaire sur la fécondité des femelles.

3.1.3. EVOLUTION DES POPULATIONS PRÉIMAGINALES APRÈS COLONISATION DES GÎTES.

Des observations effectuées tant sur le terrain qu'au laboratoire ont montré qu'indépendamment du nombre de pontes déposées dans les gîtes ou les bacs d'élevage, les densités nymphales passaient par une suite de maximums et de minimums plus ou moins espacés (SUBRA, 1971 a).

Il a été admis qu'en cas de nourriture insuffisante, ce phénomène s'expliquait par le fait que les larves âgées, plus compétitives, monopolisaient la plus grande partie de la nourriture disponible. Peu de jeunes individus pouvaient alors atteindre le stade nymphal. Lorsque ces larves âgées avaient nymphosé, les larves venant d'éclore pouvaient alors se développer en plus grand nombre.

Cette explication devient insuffisante lorsque la nourriture larvaire est abondante, d'autant que les pics de la courbe traduisant les variations des densités nymphales sont alors les plus marqués. Nous avons montré que les eaux ayant servi à l'élevage des larves âgées ou des nymphes renfermaient après filtration une ou plusieurs substances toxiques pour les jeunes larves (SUBRA, 1971 a). Certains auteurs ont émis l'hypothèse que ces substances auraient pour origine les déchets émis par les larves âgées. Sans rejeter complètement cette hypothèse, nous avons été amenés à admettre qu'il y avait émission, au moment de la nymphose, de substances particulières qui semblaient être les principales responsables de la disparition des jeunes larves. Ces substances étant émises par les formes préimaginales âgées, l'importance de leur effet toxique dépend donc du nombre de ces individus. Or nous avons déjà mentionné que la vitesse d'apparition des nymphes est largement conditionnée par la température et la quantité de nourriture disponible. Aussi, ces deux facteurs agissent-ils, de manière indirecte, sur la plus ou moins grande abondance des substances toxiques limitant les populations préimaginales d'un gîte donné.

3.2. Dynamique des populations préimaginales, au niveau de la ville de Bobo-Dioulasso.

Il existe divers types de gîtes à Bobo-Dioulasso : les puisards, les fossés et caniveaux, les récipients divers. Nous délaisserons cette dernière catégorie dont l'importance est négligeable à Bobo-Dioulasso, contrairement d'ailleurs à d'autres régions, comme Singapour, où les jarres sont utilisées pour le stockage des excréments et constituent des gîtes très importants (COLLESS, 1957).

Durant la saison sèche, fossés et caniveaux sont à sec ou dans le cas contraire ne sont colonisés que par un nombre de formes préimaginales très limité. Les puisards contiennent de l'eau dans leur grande majorité mais un petit nombre d'entre eux seulement est colonisé par des larves et des nymphes au demeurant peu nombreuses. En effet certains de ces puisards seraient susceptibles d'en héberger, mais n'étant pas attractifs pour les femelles gravides, ils demeurent négatifs durant cette période. D'autres portent des pontes à leur surface, mais ils ne renferment pas de formes préimaginales, leurs eaux étant trop fortement polluées.

Avec les premières pluies, le nombre de puisards positifs va augmenter. En effet les eaux de ruissellement atténuent la pollution de certains gîtes qui sont alors colonisés. Quelques anciens puisards abandonnés par leur propriétaire et ne recevant donc plus d'eaux de toilette vont se remplir d'eau de pluie et deviendront à leur tour positifs. En outre, quelques fossés et caniveaux vont aussi héberger quelques larves qui atteindront rarement le stade imaginal, car les précipitations sont trop espa-

cées et la température extérieure élevée favorise l'évaporation de ces collections d'eau.

Durant la saison des pluies, les fossés et caniveaux trop fréquemment balayés par les précipitations cessent d'intervenir dans la dynamique des populations préimaginales. Tous les puisards par contre sont positifs, d'une part en raison de leur attractivité pour les femelles gravides, d'autre part parce que leur degré de pollution n'entrave pas le développement larvaire. Cependant, au fur et à mesure que la saison des pluies va s'avancer, les puisards mal couverts ou ceux dont le pourtour est peu ou mal protégé vont se remplir à la suite de précipitations répétées, et la surface de l'eau va affleurer au niveau du sol. Des pluies de faible importance entraînent alors les pontes et les jeunes larves hors de ces puits dont les densités préimaginales deviennent dans certains cas très faibles. Les puisards abandonnés vont recevoir aussi des quantités d'eau de pluie de plus en plus importantes qui diluent la faible quantité de nourriture disponible, et, par suite, les densités larvaires et nymphales y deviennent très basses.

En début de saison sèche, les fossés et caniveaux qui contiennent des quantités d'eau appréciables vont héberger des formes préimaginales souvent très nombreuses

qui pourront atteindre le stade adulte, ces collections d'eau n'étant plus balayées par de nouvelles précipitations. Ceci est également valable pour les puisards dont la productivité est alors maximum. En outre les eaux des puisards abandonnés vont se polluer modérément et offriront aux larves des quantités de nourriture plus considérables que durant les semaines précédentes. Donc, durant cette période, tous les gîtes potentiels sont productifs et offrent aux formes préimaginales les meilleures conditions de développement.

A l'entrée de la saison froide, les fossés, caniveaux et puisards abandonnés sont asséchés. L'eau de certains des puisards utilisés par les habitants est déjà trop polluée pour héberger des larves. Par contre, dans les puisards positifs, les densités sont très élevées, par suite de l'allongement de la vie préimaginale, dû à la baisse de température de l'eau des gîtes. Le nombre des puisards négatifs va augmenter au fur et à mesure que s'avance la saison froide. En saison sèche et chaude, seuls quelques rares gîtes abriteront encore des larves et des nymphes, en nombre très limité.

Cette évolution saisonnière des divers gîtes larvaires de *C. p. fatigans* a été résumée sur le tableau 2.

TABLEAU 2. — Evolution saisonnière des gîtes préimaginaux de *C.p. fatigans*, à Bobo-Dioulasso

DIVERS TYPES de gîtes	SAISON SÈCHE chaude	DÉBUT DE SAISON des pluies	SAISON DES PLUIES	DÉBUT de la saison sèche	SAISON FROIDE
Fossés et caniveaux		* = quelques fossés et caniveaux	—	***** = grande majorité des fossés et caniveaux	
Puisards abandonnés		* = quelques puisards	—	** = quelques puisards	
Puisards en usage	* = quelques puisards	** = plus nombreux qu'en saison sèche chaude	***** = grande majorité des puisards	***** = grande majorité des puisards	**** = quelques puisards

= gîtes asséchés. — = gîtes négatifs.
* = gîtes positifs.

Le nombre de croix (*) indique l'importance des densités préimaginales.
Les phénomènes de la fin de la saison des pluies n'ont pas été représentés.

4. FACTEURS LIES A LA PHASE IMAGINALE.

4.1. Dispersion.

La dispersion est dans certains cas un des éléments fondamentaux qui conditionnent la dynamique des populations d'insectes, comme l'ont très clairement exprimé ROSS (1905) et SCHNEIDER (1962). LE BERRE (1966, p. 154) cite à ce propos, chez *Simulium damnosum* Theo-

bald, 1903, un exemple particulièrement significatif. Les déplacements différents effectués par cette espèce en saison sèche et en saison des pluies, peuvent dans certains cas, être une cause d'erreur dans l'appréciation des densités réelles de femelles à chacune de ces saisons.

A la suite des définitions précises données au terme « dispersion » par différents auteurs, rappelons que nous lui avons préféré, pour *C. p. fatigans*, celui de « déplacements » (SUBRA, 1972 b). Ces déplacements sont de très faible amplitude (quelques centaines de mètres tout au

plus), comme l'ont montré les observations que nous avons effectuées en milieu urbain, durant la saison des pluies, période où l'espèce est très abondante. Nous ne pensons pas dans ces conditions que ce facteur puisse être une cause d'erreur dans l'appréciation des densités imaginaires, d'autant plus que les gîtes de *C. p. fatigans* sont très nombreux entraînant ainsi, pour un quartier donné, une répartition homogène de l'espèce. Aussi nous ne mentionnerons plus ce facteur dans la suite de notre exposé.

4.2. Fécondité des femelles.

La fécondité des femelles est conditionnée par plusieurs données : nourriture larvaire, origine des repas de sang et âge des individus.

L'influence de la nourriture larvaire a déjà été traitée dans le chapitre consacré à la dynamique des populations préimaginales.

Le choix de l'hôte sur lequel est pris le repas sanguin influe sur la fécondité des femelles du complexe *C. pipiens*. Ce point particulier a fait l'objet de plusieurs travaux dont certains déjà anciens. HUFF (1929, in KRISHNAMURTI et PAL, 1958) avait observé que le nombre d'œufs pondus par les femelles de *Culex pipiens* Linné, 1758, était variable suivant l'hôte sur lequel avait été pris le repas de sang. Le nombre moyen des œufs obtenus chez *Culex pipiens molestus* Forskal 1775 (*) est 2 à 3 fois plus élevé chez les femelles nourries sur oiseau que chez celles gorgées sur homme (ROUBAUD et MEZGER, 1934). Des observations analogues ont été effectuées par TATE et VINCENT (1936) chez *C. pipiens* et KRISHNAMURTI et PAL (1958) chez *C. p. fatigans*.

En règle générale donc, le sang d'oiseau entraîne chez ces femelles une fécondité plus grande que celui des mammifères.

La fécondité des femelles décroît avec l'âge des individus. De nombreux travaux intéressant cette question et consacrés aux anophèles ont été analysés par DETINOVA (1963, p. 61 et 62). Les différences entre les nombres d'œufs déposés par une même femelle entre sa première et sa dernière ponte peuvent être considérables. ROUBAUD (1934) cite ainsi l'exemple d'une femelle d'*Anopheles labranchiae atroparvus* Van Thiel, 1927, dont la première ponte comptait 250 œufs et la sixième 112 seulement. Cet écart est moins considérable chez certains anophèles de la région éthiopienne (DETINOVA et GILLIES, 1964).

Les observations que nous avons effectuées à Bobo-Dioulasso avaient d'abord pour but de calculer la proportion de femelles paires inséminées, car la notion de

fécondité ne peut être prise en considération, dans une étude de dynamique des populations, que dans la mesure où les femelles qui pondent des œufs ont toutes été fécondées. Ces observations devaient ensuite permettre de vérifier si les conclusions des différents auteurs précités s'appliquaient aux femelles de *C. p. fatigans* de Bobo-Dioulasso, ou si, au contraire, ces femelles se comportaient différemment.

A Bobo-Dioulasso, les femelles sauvages qui prennent leur premier repas de sang ont été déjà fécondées dans la majeure partie des cas, et il y a donc équivalence à peu près complète entre le nombre d'œufs pondus et celui des jeunes larves qui éclosent.

L'influence de l'origine du repas de sang est particulièrement nette. Chez des femelles nullipares issues d'un élevage commun, la fécondité était plus élevée si le repas de sang avait été pris sur poulet plutôt que sur homme. Il faut toutefois noter qu'à Bobo-Dioulasso, les femelles de *C. p. fatigans* ne se gorgent pas volontiers sur homme au laboratoire. Il existe donc un risque que de tels individus aient pris un repas de sang moins important que ceux gorgés sur poulet. Cependant la concordance de nos résultats avec ceux des autres auteurs nous amène à conclure à leur validité.

Quelle est l'importance de cette origine du repas de sang sur la dynamique des populations imaginaires ? Si MATHIS (1935) estime que le poulet est l'hôte de choix de *C. p. fatigans*, les observations des autres auteurs en Afrique de l'Ouest, ont montré que les femelles de cette espèce se gorgent essentiellement sur homme (HAMON *et al.*, 1967 ; SUBRA, 1970). Donc pour l'ensemble de la population culicidienne de Bobo-Dioulasso, le nombre d'œufs pondus ne représente pas les possibilités maximums de l'espèce.

La fécondité des femelles varie également avec le nombre d'ovipositions, la quantité d'œufs diminuant chez les individus âgés. Notre comparaison n'avait porté que sur des nullipares ou des femelles ayant pondu une fois. L'écart entre les deux types d'individus était parfois assez réduit, mais se produisait toujours dans le même sens.

Le nombre moyen d'œufs pondus par les femelles composant une population est donc le plus élevé lorsque cette population comprend une majorité d'individus jeunes.

4.3. Longévité des adultes.

4.3.1. MÉTHODES D'ÉTUDE.

4.3.1.1. Principe de ces méthodes.

La détermination de la longévité maximum des individus dans la nature peut s'effectuer de plusieurs manières différentes. Il est possible en effet d'observer directement l'évolution d'une population dont l'âge de tous

* La dénomination des différentes espèces de moustiques mentionnées dans cet article a été tirée du travail de STONE *et al.* (1959).

les individus est connu, ou celle d'une population dans laquelle tout apport de nouveaux individus a été interrompu. La longévité peut également être déterminée par le calcul du taux de survie des femelles, selon la méthode de Coz *et al.* (1961).

Signalons pour mémoire que LAURENCE (1963) a mis également au point une méthode de calcul de la mortalité naturelle d'une population de moustiques infectés. Son emploi est cependant limité et nécessite un taux d'infection relativement élevé, ce qui ne semble pas être le cas de *C. p. fatigans* à Bobo-Dioulasso.

— Population dont l'âge des individus est connu. Une telle méthode fait appel au marquage des adultes. Les diverses méthodes de marquage et les références qui s'y rapportent ont été exposées en détail dans un précédent travail (SUBRA, 1972 b);

— Population ne comportant pas d'apport de nouveaux individus. Cette méthode est basée sur le traitement insecticide des gîtes larvaires. Après ce traitement, qui supprime donc les larves, la population est suivie jusqu'à son extinction complète. Cette méthode, largement utilisée par LE BERRE (1966, p. 8 et 113), a donné d'excellents résultats dans le cas de *S. damnosum*. Elle permet d'apprécier l'intervalle de temps séparant l'éclosion des nymphes du premier repas sanguin, et de déterminer le nombre moyen de cycles gonotrophiques accomplis par les femelles, connaissant la durée moyenne du cycle chez l'espèce étudiée;

— Calcul du taux de survie. Il s'appuie sur la connaissance des deux éléments suivants : pourcentage de femelles pares et nullipares dans une population donnée et durée moyenne de chaque cycle gonotrophique. En effet, dans le cas de *S. damnosum*, la durée du cycle peut varier avec l'âge des femelles (LE BERRE, 1966, p. 45 et 46). Dans le cas de *C. p. fatigans*, par contre, aucune différence n'a été relevée entre les femelles nullipares et les pares ayant pondu une fois. Pour les femelles plus âgées, nos chiffres de captures, trop faibles, ne nous ont pas permis de conclusion (SUBRA, 1972 b).

4.3.1.2. Critique de ces méthodes.

Le marquage, s'il s'avère ne pas diminuer la longévité des insectes, donne d'excellents résultats. Comme dans le cas des épandages, il permet d'apprécier exactement l'intervalle séparant l'émergence du premier repas sanguin et la durée des cycles gonotrophiques successifs. D'autre part, il apporte des informations sur la longévité des mâles.

Cette méthode est cependant d'un emploi malaisé car elle nécessite la mise en œuvre de moyens considérables, tant pour le marquage lui-même que pour la recherche des moustiques marqués. De plus étant donné le faible taux de recaptures de ces individus marqués, il est indispensable que les récoltes portent sur un très

grand nombre de spécimens de l'espèce étudiée. Cette condition ne peut être satisfaite que par des récoltes de jour dans les habitations et exclut donc les captures de nuit sur appât humain, seules susceptibles de fournir un échantillon valable de la population, au moins dans le cas de *Anopheles funestus* Giles, 1900 (GRUCHET, 1962) et de *C. p. fatigans* (SUBRA, 1970). Le marquage utilisé dans ces conditions risque donc de faire sous-estimer la longévité maximum de l'espèce.

Les épandages insecticides sont d'un emploi aisé dans le cas des gîtes larvaires importants, bien délimités et peu nombreux comme ceux de *S. damnosum*. En milieu urbain cette méthode est pratiquement inapplicable à *C. p. fatigans* dont les gîtes sont multiples, de petite taille et d'un repérage souvent difficile.

Une critique détaillée de l'utilisation du taux de survie a été faite par LE BERRE (1966, p. 115). Rappelons que le calcul du taux de survie doit s'effectuer sur une population en équilibre, et que les insectes récoltés doivent donner un échantillon valable de la population étudiée. En outre, il faut tenir compte du fait que toutes les femelles récoltées sur appât humain ne vont pas obligatoirement prendre un repas de sang et que chez *S. damnosum*, les femelles pares ont tendance à piquer plus fréquemment que les nullipares, ce qui nécessite des captures à différentes distances des gîtes larvaires (pour *C. p. fatigans* une telle précaution ne s'impose pas). Cette méthode, en outre, ne s'applique qu'aux femelles et n'est pas susceptible d'apporter des informations sur la longévité des mâles.

4.3.1.3. Méthodes suivies dans le présent travail.

Les trois méthodes précédemment décrites ont été utilisées pour déterminer la longévité des femelles.

Des captures sur appât humain ont été conduites durant 21 mois dans quatre stations de la ville de Bobo-Dioulasso, à l'intérieur et à l'extérieur des habitations. Outre les informations qu'elle apporte sur les pourcentages de femelles pares et nullipares, cette méthode permet de suivre les variations annuelles des densités de femelles et d'étudier le cycle d'agressité de l'espèce (SUBRA, 1972 c).

Des moustiques marqués ont été lâchés dans la ville, et capturés ensuite jusqu'à extinction de cette population. Cette expérience a été décrite par ailleurs (SUBRA, 1972 b). Elle avait permis d'apprécier exactement la durée des cycles gonotrophiques successifs et avait fourni des données sur la longévité maximum des femelles. Cependant nous avons déjà donné les raisons pour lesquelles cette longévité nous paraissait légèrement sous-estimée. En outre, elle avait permis de comparer dans les mêmes conditions, la longévité des mâles et celles des femelles.

Une étude de la longévité, par suppression d'un gîte larvaire a été également effectuée.

Une population de *C. p. fatigans* a été implantée dans un village où l'espèce n'est pas habituellement présente, et situé à une trentaine de kilomètres de Bobo-Dioulasso. Un puisard a été creusé à une extrémité du village. Il était alimenté par les eaux usées qu'avait utilisées une des équipes de notre laboratoire travaillant sur place. Ce puisard avait été facilement colonisé par des formes préimaginales de *C. p. fatigans*, à partir de femelles gravides lâchées à proximité.

Cette expérimentation avait été conduite en saison sèche, période durant laquelle aucune collection d'eau n'existait au voisinage du village. Les autres gîtes potentiels, constitués essentiellement par les jarres contenant des médicaments traditionnels avaient été répertoriés avec soin. Ils n'auraient pu d'ailleurs permettre le développement éventuel que d'un nombre limité de formes préimaginales.

Lorsque l'équilibre de la population adulte avait été atteint (proportion de femelles pares et nullipares comparable à ce qui avait été observé à Bobo-Dioulasso à la même saison) un traitement du puisard avait été effectué à l'aide d'un insecticide organo-phosphoré, l'abate. Des captures sur appât humain avaient ensuite eu lieu, toutes les nuits, jusqu'à extinction complète de cette population.

Nos captures effectuées sur appât humain devaient en principe constituer un échantillonnage valable de la population de *C. p. fatigans*, mais il nous paraît nécessaire de noter que le comportement des femelles risquait d'être modifié par suite de la présence d'un seul gîte où elles pouvaient déposer leurs œufs. Il ne nous est d'ailleurs pas possible de préciser comment aurait pu se manifester cette éventuelle modification de comportement.

4.3.1.4. Détermination de l'âge physiologique des femelles.

— Méthodes suivies par les différents auteurs.

Diverses méthodes destinées à déterminer l'âge des femelles ont été proposées par différents auteurs. Elles ont fait l'objet d'une revue d'HAMON *et al.* (1961) et nous n'y reviendrons pas ici.

Celles mises au point par DETINOVA (1963, p. 75) et POLOVODOVA (*in* DETINOVA, 1963, p. 76) ont été largement utilisées par la plupart des auteurs ayant étudié l'âge physiologique des femelles.

La méthode de DETINOVA qui peut s'appliquer en principe à toutes les espèces de moustiques, est basée sur l'examen des trachéoles des ovaires. Les extrémités de ces trachéoles sont pelotonnées chez les femelles nullipares et déroulées chez les pares. Une telle méthode n'est cependant applicable qu'à certaines catégories de femelles (à jeûn ou fraîchement gorgées). Elle a donné de bons résultats chez *C. p. fatigans* (DE MEILLON et KHAN, 1967).

La méthode de POLOVODOVA est basée sur la présence ou l'absence de reliques de ponte (appelées aussi dilatations) sur les funicules des ovarioles. Présentement chez les femelles pares, ces reliques sont inexistantes; chez les nullipares. Lorsqu'il y a concordance trophogonique, le nombre de dilatations est théoriquement égal à celui des repas de sang et des ovipositions. Il est donc possible, dans ces conditions, de déterminer le nombre de cycles gonotrophiques effectués par la femelle.

Cette technique a été largement appliquée aux femelles du complexe *Anopheles maculipennis* par les auteurs russes (*in* DETINOVA, 1963). Elle semble d'un emploi plus difficile chez *A. gambiae* s. l. (GILLIES et WILKES, 1965) et selon GIGLIOLI (1965) elle n'est pas applicable à *Anopheles melas* Theobald, 1903. En effet, chez cette espèce, indépendamment du nombre de pontes, il ne se forme qu'une relique folliculaire après le passage de l'œuf, et encore est-elle localisée contre le calice. La détermination du nombre de reliques n'est possible qu'en cas d'oogénèse abortive, mais ce phénomène est ici peu fréquent.

Dans le cas du complexe *C. pipiens*, la méthode de POLOVODOVA semble avoir été utilisée avec succès par SAMARAWICKREMA (1962, 1967) chez *C. p. fatigans*. Cependant les travaux des chercheurs japonais et chinois ont montré que si cette méthode apportait les résultats les plus valables (HAYASHI *et al.*, 1965), son emploi nécessitait de grandes précautions. En effet, chez *Culex pipiens pallens* Coquillett, 1898, certains funicules portent un nombre de reliques inférieur au nombre réel de cycles gonotrophiques (HAYASHI et KURIHARA, 1965), d'où un risque d'erreur appréciable, nécessitant donc la dissection d'un nombre élevé d'ovarioles (HO KWEI MING et JUNG KUAN, 1965). De plus, au-delà du troisième cycle gonotrophique, il n'y a plus, chez *C. p. pallens*, concordance entre le nombre de reliques maximum et celui des cycles gonotrophiques (LIU TUO, 1965).

Théoriquement donc, la méthode de POLOVODOVA est susceptible d'apporter des renseignements très importants, mais elle semble difficile à appliquer dans le cas du complexe *C. pipiens*, ce qui limite considérablement son emploi.

— L'âge physiologique des femelles de *C. p. fatigans* capturées à Bobo-Dioulasso a été déterminé par la méthode de POLOVODOVA, mais dans nos dissections de routine, nous n'avons pas compté le nombre de reliques folliculaires. En effet, nous avons été confronté avec les problèmes précédemment décrits par les auteurs japonais et chinois. Cette détermination aurait donc exigé des délais considérables, incompatibles avec les nombreuses dissections qui devaient être effectuées dans ce travail. L'absence ou la présence de reliques était par contre établie assez rapidement. Dans le même temps et sans manipulation supplémentaire, il était possible, d'une part de connaître le stade ovarien, d'autre part d'apprécier

les délais séparant la ponte du moment de la capture. Le passage de l'œuf distend en effet le funicule des ovaires. La présence de sacs folliculaires témoigne donc d'une oviposition récente alors que des funicules normaux, présentant des reliques de petite taille (inférieure à la taille de l'ovariole) indiquent au contraire que la femelle a pondu depuis 24 heures environ. Cette donnée a été largement utilisée lors de différentes études sur le comportement des femelles (SUBRA, 1970-1972 *b*).

Le nombre exact de reliques a été seulement déterminé chez les femelles marquées, capturées à différentes dates après le lâcher (SUBRA, 1972 *b*). En effet, ces femelles étaient relativement peu nombreuses et de telles dissections présentaient un intérêt majeur pour la connaissance du nombre et de la durée des cycles gonotrophiques. Il convient, cependant, d'insister sur le fait qu'il s'agissait là pour nous, d'un mode opératoire exceptionnel.

4.3.2. RÉSULTATS.

Plusieurs auteurs se sont attachés à étudier, dans la nature, les modifications de la longévité des insectes hématophages aux différentes saisons de l'année.

En Afrique de l'Ouest, LE BERRE (1966, p. 123) a montré que la longévité des femelles de *S. damnosum* était plus importante en saison sèche qu'en saison des pluies. Le cas de cet insecte semble cependant exceptionnel et ne s'applique pas à la grande majorité des moustiques.

Chez *C. p. fatigans*, à Bangkok, SASA *et al.* (1965) n'ont pas mis en évidence des variations saisonnières importantes, les pourcentages de pares demeurant toujours inférieurs à ceux des nullipares. Il convient cependant de noter que les conclusions de ces auteurs ont été tirées d'un petit nombre de captures. Pour ROZEBOOM *et al.* (1967) la longévité des femelles de *C. p. fatigans*

de Calcutta est minimum en saison sèche. A Rio de Janeiro, NASCIMENTO (1968) a relevé les plus forts pourcentages de femelles pares pendant et en fin de saison des pluies.

Les conclusions de ces deux auteurs concordent donc sur le point suivant : la longévité des femelles de *C. p. fatigans* est plus importante en saison des pluies qu'en saison sèche.

Les différents pourcentages de femelles pares et nullipares récoltées à Bobo-Dioulasso, à chaque capture, ont été groupés par saisons. La durée de chacune de ces saisons est de 2 à 3 mois, et elle nous a paru suffisamment longue pour supprimer des variations de pourcentage accidentelles telles que, par exemple, celles dues à un apport massif de nullipares, issues d'un puits où les densités nymphales passent par un maximum.

Les observations que nous avons effectuées montrent qu'il n'existe pas de différence significative entre les pourcentages de femelles nullipares et pares durant la saison sèche et le début de la saison des pluies, aussi bien en 1966 qu'en 1967 (tabl. 3). En saison des pluies, durant les deux années également, les femelles pares sont significativement plus nombreuses que les nullipares. Les résultats enregistrés en début de saison sèche diffèrent en 1966 et en 1967. Les femelles pares sont plus abondantes que les nullipares en 1966, alors qu'il n'y a pas de différence en 1967. Cette discordance d'une année à l'autre n'est d'ailleurs pas tellement insolite pour une période de transition dont la durée peut souvent varier. En saison froide, enfin, il n'a pas été non plus relevé de différences entre les pourcentages de femelles pares et nullipares.

L'étude du taux de survie, calculé par la méthode de Coz *et al.* (1961) a été effectuée pour la saison sèche chaude et la saison des pluies. Nous avons éliminé les saisons de transition (début de saison des pluies, début

TABLEAU 3. — Variations saisonnières de l'âge physiologique des femelles de *C. p. fatigans* récoltées à Bobo-Dioulasso en captures de nuit à l'intérieur et à l'extérieur des habitations.

PÉRIODES DE RÉCOLTE	NULLIPARES		PARES		TOTAL
	Nombre d'individus	%	Nombre d'individus	%	
Mars-avril 1966	158	52,8	141	47,2	299
Mai-juin 1966	352	50,9	339	49,1	691
Juillet-août-septembre 1966 .	437	38,1	709	61,9	1 146
Octobre-novembre 1966	837	46,0	983	54,0	1 820
Décembre-janvier-février 1967	738	49,4	755	50,6	1 493
Mars-avril 1967	217	50,2	215	49,8	432
Mai-juin 1967	406	51,1	389	48,9	795
Juillet-août-septembre 1967 .	1 892	42,3	2 579	57,7	4 471
Octobre-novembre 1967	851	51,9	787	48,1	1 638

de saison chaude) en raison de possibles variations dans les pourcentages de femelles pares et nullipares, et la saison froide pour laquelle la durée du cycle gonotrophique n'a pu être déterminée avec exactitude (SUBRA, 1972 b).

Sachant que la durée du cycle gonotrophique est de trois jours (aussi bien en saison sèche chaude qu'en saison des pluies) le taux de survie est égal à 0,85 en saison des pluies et à 0,78 en saison sèche chaude. Deux courbes de survie ont été tracées (fig. 1). Elles montrent

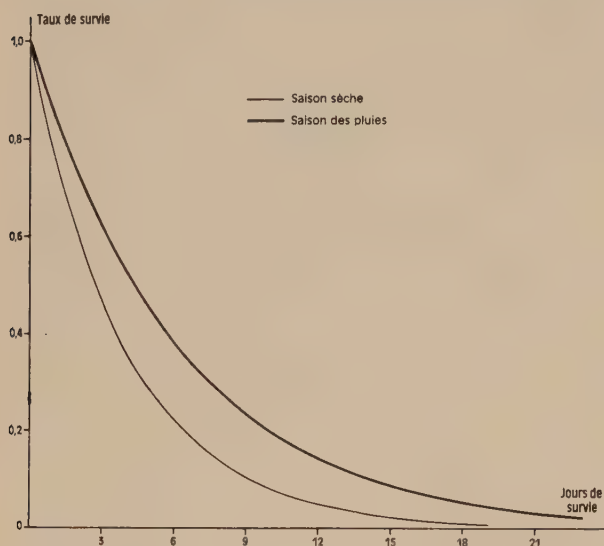


FIG. 1. — Courbes de mortalité des femelles de *C. p. fatigans* en saison sèche et en saison des pluies.

bien que la mortalité quotidienne est plus importante en saison sèche. Entre le 11^e et le 14^e jours (11 à 14 jours sont les périodes requises pour le développement des microfilaries de *W. bancrofti* à des températures respectives de 25° C et 30° C, comme nous l'indiquerons dans notre dernier chapitre), ce taux de survie passe de 0,06 à 0,03 en saison sèche, contre 0,17 à 0,10 en saison des pluies.

La validité des données de la saison sèche a été déterminée par étude de la survie, dans la nature, d'une population issue d'un gîte dont la production préimaginale avait été interrompue. Rappelons que les femelles ayant fait l'objet de cette étude avaient été récoltées en capture de nuit. La figure 2, traduisant la diminution quotidienne du nombre de femelles capturées sur appât humain, montre que les derniers individus ont été récoltés 12 jours après l'épandage et qu'ils étaient donc âgés de 10 jours au minimum (les dernières nymphes ayant éclos un jour et demi après cet épandage). Le calcul du taux de survie montre qu'à cet âge, peu d'individus subsistent encore dans une population de saison sèche. L'aspect général des deux courbes semble cependant différent. En effet, la mortalité paraît plus impor-

tante chez les femelles récoltées après l'épandage insecticide. Nous avons déjà indiqué que ces femelles vivaient dans un milieu qui ne leur était pas habituel et cette mortalité a peut-être été accélérée par l'existence d'un gîte unique qui n'aurait pas été perceptible pour toutes les femelles gravides.

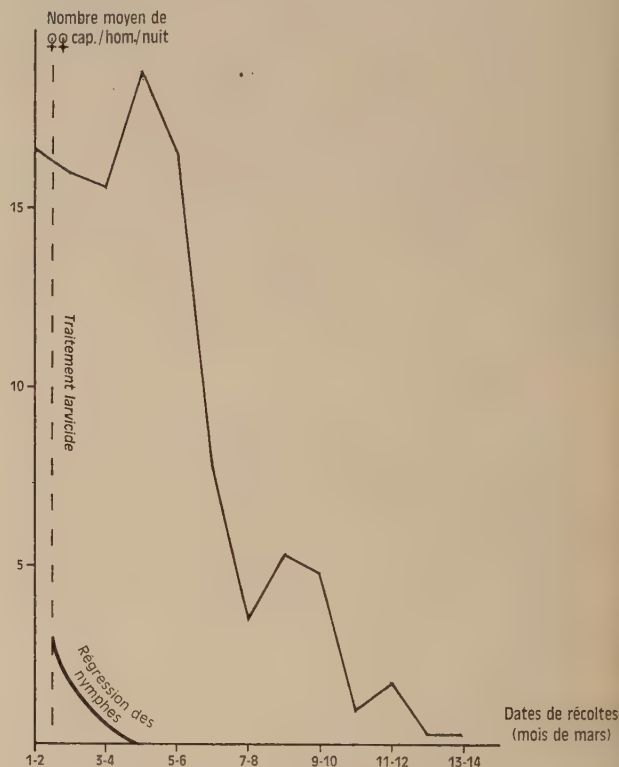


FIG. 2. — Régression d'une population de femelles de *C. p. fatigans* après traitement d'un gîte préimaginal.

En saison des pluies, la longévité avait été étudiée sur des individus marqués, récoltés en captures de jour à l'intérieur des habitations (SUBRA, 1972 b). La longévité maximum était ici de 16 à 17 jours. Nous avons déjà indiqué que cette méthode pouvait entraîner une sous-estimation de la longévité maximum. En effet, la courbe de mortalité fait apparaître qu'un certain nombre de femelles subsistent au-delà de cette date. Néanmoins, on peut admettre que des captures de nuit auraient sans doute donné des résultats voisins, en permettant la récolte de quelques individus marqués supplémentaires, au-delà de 16 ou 17 jours.

D'une manière générale la longévité des femelles de *C. p. fatigans* est maximum en saison des pluies. Elle est moins importante aux autres périodes de l'année (exception faite parfois, du début de la saison sèche). La longévité des mâles, établie par captures d'individus marqués est inférieure à celle des femelles (SUBRA, 1972 b).

5. VARIATIONS SAISONNIERES DES DENSITES IMAGINALES DE *C. p. FATIGANS*.

5.1. Résultats.

Dans les villages environnants de Bobo-Dioulasso, HAMON (1963) a observé que l'espèce était abondante pendant la saison des pluies et en début de saison sèche. A Kaduna, dans une zone climatique voisine, *C. p. fatigans* est surtout présent au moment des premières pluies (SERVICE, 1963). A Accra, dans le Sud du Ghana, dans une région où la pluviométrie est peu élevée (1 000 mm par an environ), les plus fortes densités ont été relevées durant la saison des pluies (CHINERY, 1968).

La région de Mombassa, au Kenya se caractérise par deux saisons des pluies : avril-mai et octobre-novembre. *C. p. fatigans* est abondant d'avril à août et en novembre-décembre, c'est-à-dire durant les périodes de pluies et dans les mois suivants (TEESDALE, 1959). A

Bangkok, en Thaïlande, les plus faibles densités ont été observées durant les mois secs, les plus élevées en saison des pluies (SASA *et al.*, 1965). En Birmanie, à Rangoon, DE MEILLON et SEBASTIAN (1967) ont montré que les variations de densité dépendaient, dans certains cas, de la nature des gîtes. Dans les quartiers où l'évacuation des excréta se faisait par des tinettes, l'espèce se raréfiait en période de mousson, alors qu'elle était abondante, au contraire, dans les quartiers où cette évacuation se faisait dans des puisards. A Rio de Janeiro, les plus fortes densités s'observent en période de fortes pluies, les plus faibles lorsque les précipitations sont à leur niveau le plus bas (NASCIMENTO, 1968).

En règle générale donc, les variations saisonnières des densités de *C. p. fatigans* sont étroitement liées à la pluviométrie. L'espèce est généralement abondante en saison des pluies ou dans la période suivant les dernières précipitations.

La figure 3 traduit les variations saisonnières des

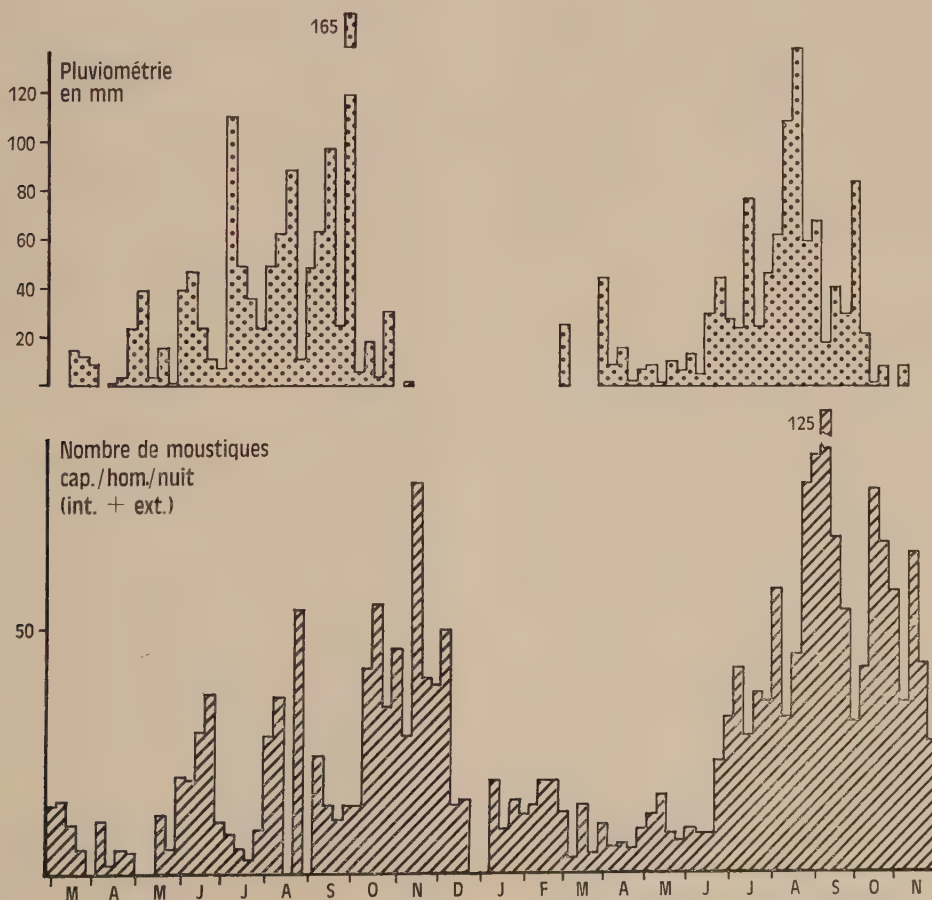


FIG. 3. — Variations hebdomadaires des densités imaginales de *C. p. fatigans* aux différentes saisons de l'année, en 1966 et 1967.

densités de femelles de *C. p. fatigans* récoltées en captures de nuit, à Bobo-Dioulasso, durant 21 mois.

L'espèce est peu abondante durant la saison sèche. Les densités vont ensuite augmenter en début de saison des pluies. En juillet 1966, elles subissent une baisse très marquée, consécutive aux fortes précipitations survenues en début de mois, et qui avaient balayé tous les caniveaux et fait déborder certains puisards. Une nouvelle augmentation est enregistrée en août et début septembre. Elle est suivie d'une nouvelle baisse qui peut se mettre en relation avec les dernières précipitations importantes de la saison des pluies, entraînant des débordements de puisards. La stabilisation des gîtes, qui caractérise le début de la saison sèche, entraîne une pululation de l'espèce en octobre-novembre. En décembre, les formes préimaginales sont encore très nombreuses dans les puisards alors que les densités imaginaires ont nettement diminué. Cette discordance s'explique aisément par les observations effectuées sur les populations préimaginales (SUBRA, 1971 a). Par suite de la baisse de température de l'eau des gîtes, le développement larvaire et nymphal se ralentit considérablement, entraînant un allongement de la vie préimaginaire qui se traduit par la présence d'un plus grand nombre d'individus dans les gîtes. Les conditions moins favorables qui en résultent, entraînent un déséquilibre de la sex-ratio, les formes mâles étant plus nombreuses que les formes femelles. Dans ces conditions, il est évident que la production de femelles de ces gîtes est beaucoup plus faible qu'en saison des pluies ou en début de saison sèche, ce qui explique les baisses de densités imaginaires durant cette période.

En 1967, durant la saison sèche, les femelles sont à nouveau peu abondantes. Leur nombre va augmenter régulièrement à partir de la mi-juin pour passer par un maximum début septembre. Il n'a pas été enregistré de baisse de densité en juillet, comme l'année précédente, car durant cette période les précipitations avaient été moins fortes. La fin de la saison des pluies est marquée, ici aussi, par une chute des densités imaginaires, fin septembre. Le début de la saison sèche est à nouveau caractérisé par de très fortes densités, surtout durant le mois d'octobre.

Les variations des densités imaginaires de *C. p. fatigans* peuvent donc se mettre en parallèle avec celles des densités préimaginales, exception faite de la saison froide. Ces densités préimaginales sont sous la dépendance des précipitations. Des pluies modérées, diminuant le degré de pollution de l'eau des gîtes, permettent la colonisation des puisards et des caniveaux. Tombant en trop grandes quantités, elles détruisent de nombreuses larves et nymphes, mais créent des gîtes supplémentaires qui contribuent à la pululation de l'espèce lorsque la saison des pluies se termine.

5.2. Importance relative des différents facteurs conditionnant la dynamique des populations imaginaires.

5.2.1. FACTEURS LIÉS A LA PHASE PRÉIMAGINALE.

L'importance relative des différents facteurs conditionnant la dynamique des populations préimaginales au niveau du gîte larvaire a été développée dans un précédent travail (SUBRA, 1971 a) et nous en rappellerons simplement les points essentiels.

Les précipitations qui font déborder un gîte donné et entraînent au-dehors les pontes et les jeunes larves, constituent le facteur limitant le plus important. Leur action ne se manifeste évidemment qu'en saison des pluies. Lorsque les pontes demeurent à la surface du gîte, les jeunes larves éclosent normalement; cependant elles ne peuvent se développer que si l'eau n'est pas trop fortement polluée, la pollution ayant un rôle limitant. L'action de ce facteur est surtout sensible en saison sèche.

Si, en l'absence de ces deux facteurs, un gîte est colonisé, la température et la nourriture disponible ont un rôle déterminant dans le développement des formes préimaginales. Le nombre de larves atteignant le stade nymphal est d'autant plus élevé que ces deux facteurs sont plus appropriés. En même temps d'ailleurs, la température et la nourriture conditionnent indirectement la production de substances toxiques émises par les formes préimaginales âgées. Ces substances sont d'autant plus abondantes que la nourriture et la température du gîte ont permis la nymphose d'un plus grand nombre de larves. Il se produit donc un phénomène de régulation extrêmement important, par lequel les populations préimaginales d'un gîte ne peuvent croître indéfiniment quelle que soit la quantité de nourriture disponible, et pour aussi favorable que soient les conditions du gîte.

Le rôle des prédateurs et des autres animaux occupant le gîte larvaire avait été considéré comme secondaire.

Nous retiendrons donc de cette étude que, dans la mesure où les femelles pondent dans les gîtes, l'implantation des populations préimaginales est conditionnée par l'action des précipitations et le degré de pollution de ces gîtes. En outre les substances toxiques émises par les formes préimaginales âgées limitent ces populations.

L'effet de ces facteurs est également sensible au niveau de l'ensemble des gîtes.

Les densités de femelles les plus élevées s'observent en saison des pluies, lorsque les puisards dans leur grande majorité sont positifs, et en début de saison sèche, avec une baisse sensible entre ces deux périodes. En début de saison sèche, les gîtes (puisards et caniveaux) sont les plus nombreux et les plus étendus. Ils sont soustraits à

l'influence des précipitations et les effets de la pollution ne sont pas encore sensibles. Les densités préimaginales et imaginaires sont alors très élevées.

Les densités les plus basses et l'absence de formes préimaginales, en saison sèche, correspondent à la période de plus grande pollution des gîtes. A ce facteur s'ajoute d'ailleurs le manque d'attractivité de certains gîtes à l'égard des femelles gravides.

5.2.2. FACTEURS LIÉS A LA PHASE IMAGINALE.

5.2.2.1. Fécondité des femelles.

La quantité de pontes déposées à la surface d'un puisard est considérable aux périodes de pullulation de l'espèce. Nous avons déjà signalé que pour un puisard le nombre de larves de stade I éclosant quotidiennement dans un gîte était de l'ordre de 35 000. Ce chiffre ne nous paraît pas être une exception, loin de là. Par suite de la superficie limitée des puisards et de l'action toxique des substances émises par les formes préimaginales âgées, toutes les jeunes larves ne peuvent effectuer un développement complet. Aussi, dans ce cas particulier la fécondité des femelles nous paraît sans influence majeure sur la dynamique des populations imaginaires.

Il en va différemment par contre, durant les saisons où les densités de l'espèce sont très basses. Les pontes déposées à la surface des puisards sont très peu nombreuses. Les densités préimaginales étant très faibles, l'action des substances toxiques est négligeable et la plus grande partie des jeunes larves peuvent atteindre le stade imaginal. Les densités préimaginales et imaginaires seront alors fonction de la plus ou moins grande fécondité des femelles.

5.2.2.2. Longévité des femelles.

L'influence de la longévité sur la dynamique des populations adultes est évidente, mais l'examen des variations saisonnières des densités imaginaires montre cependant que la période de pullulation de l'espèce ne correspond pas forcément à celle des plus hauts pourcentages de femelles paires. Les densités imaginaires sont les plus élevées en début de saison sèche, lorsque le nombre de gîtes positifs est maximum. La longévité des femelles n'est donc pas dans ces conditions un facteur déterminant de la dynamique des populations imaginaires, et c'est bien en définitive la productivité des gîtes larvaires qui conditionne la dynamique des populations imaginaires.

6. CONCLUSIONS.

En quelques années, *C. p. fatigans* s'est donc implanté à Bobo-Dioulasso où il pullule actuellement.

L'importance des densités adultes et les variations de ces densités dépendent étroitement de la dynamique des populations préimaginales. Nous avons vu qu'actuellement les conditions de la vie préimaginale permettaient à un grand nombre de larves d'atteindre le stade nymphal, grâce d'une part au comportement des femelles gravides qui déposent leurs œufs dans les gîtes les plus favorables, grâce d'autre part à la nourriture abondante contenue dans les puisards. Cependant l'action des substances toxiques émises par les formes préimaginales âgées ne permet pas un accroissement illimité des populations, ce qui nous amène à conclure qu'à l'heure actuelle, un état d'équilibre a été atteint entre les possibilités qu'offrent les gîtes larvaires et les densités imaginaires. Il est donc peu probable qu'en l'absence de nouveaux facteurs ces densités puissent encore s'accroître.

Cette situation évoluera-t-elle dans les années à venir ?

L'existence de *C. p. fatigans* est étroitement liée à l'activité humaine. Or les zones urbaines ouest-africaines sont à l'heure actuelle en pleine évolution. Les mouvements de migration des zones rurales vers les villes s'accroissent d'année en année. Rien n'est habituellement prévu pour l'accueil de ces immigrants qui sont la plupart du temps hébergés par des parents ou des connaissances, contribuant ainsi à élever les densités humaines dans les quartiers où ils élisent domicile. L'espace disponible étant ainsi réduit, et la consommation d'eau augmentant, il devient nécessaire de creuser de nouveaux puisards qui sont rapidement colonisés par *C. p. fatigans*.

Même en l'absence d'immigration, l'évolution des modes de vie en milieu urbain contribue à favoriser la pullulation de cette espèce.

De nombreux habitants de Bobo-Dioulasso, s'approvisionnent en eau dans des puits creusés dans la cour de leurs concessions. Dans certains quartiers cependant, des fontaines publiques ont été mises en place. Les habitants vont y remplir leurs seaux ou leurs jarres et très fréquemment à chacun de ces remplissages une certaine quantité d'eau s'écoule hors des récipients, provoquant la formation de flaques plus ou moins importantes, qui renferment généralement des larves de *C. p. fatigans*. A Bobo-Dioulasso, l'importance de ces gîtes est limitée, en raison du faible nombre des fontaines publiques. Il n'en va pas de même à Bamako, capitale du Mali, située dans la même zone climatique que Bobo-Dioulasso. Les habitants y ont un mode de vie moins traditionnel que ceux de Bobo-Dioulasso et les fontaines sont la règle dans la plupart des quartiers. Les importantes collections d'eau créées par les écoulements de ces fontaines renferment de très grandes quantités de larves de *C. p. fatigans*, contribuant ainsi, dans certains cas, à maintenir des densités imaginaires élevées en

saison sèche, contrairement à ce qui avait été observé à Bobo-Dioulasso.

Dans le cas de Bamako, l'élévation du niveau de vie a donc eu pour conséquence une augmentation des densités imaginaires et la création d'une importante population de saison sèche.

Il est donc probable que l'évolution future des villes ouest africaines se traduira par une plus grande pullulation de *C. p. fatigans* ce qui n'en rend que plus préoccupant le problème d'une éventuelle transmission de la filariose de Bancroft par ce moustique.

Les migrations dont il a été précédemment fait mention amèneront vers les villes un nombre de plus en plus important de filariens, car cette maladie semble largement répandue en Afrique de l'Ouest, au moins dans les zones de savanes. Il était classiquement admis que la filariose de Bancroft se répartissait par foyers, généralement localisés au voisinage des collections d'eau importantes. Cette notion reposait sans doute sur le fait que cette maladie était associée à la présence de porteurs d'éléphantiasis que l'on rencontre habituellement près des grandes surfaces d'eau (lacs, marécages, fleuves). Cependant, la répartition des porteurs de microfilaries ne se superpose pas à celle des porteurs d'éléphantiasis. Elle est souvent beaucoup plus étendue, comme l'ont montré les observations de BRENGUES (communication personnelle) et de SUBRA *et al.* (1966) dans la vallée du Sourou, en Haute-Volta. Dans cette région il y a des porteurs de microfilaries de Bancroft dans tous les villages prospectés. Chez les adultes, le pourcentage moyen de porteurs de microfilaries varie entre 20 et 30 %. Il approche 50 % dans certains villages pourtant distants de plusieurs dizaines de kilomètres de la seule collection d'eau permanente de la région (un fleuve à courant très lent). Il est déjà très élevé chez les jeunes gens qui quittent les villages pour émigrer, ce qui montre bien le danger de telles migrations vers des zones urbaines où existe un vecteur déjà susceptible d'assurer, en laboratoire, l'évolution des microfilaries jusqu'au stade infectant (SUBRA, 1965 ; JUMINER *et al.*, 1968).

La transmission dans la nature ne peut évidemment se faire que si la longévité des femelles est suffisamment importante pour assurer cette évolution des microfilaries. BRUNHES (1969) a montré que chez les femelles d'une souche de *C. p. fatigans* de Tananarive, cette évolution s'effectuait en 11 et 14 jours, lorsque les températures extérieures étaient respectivement de 30° C et 25° C. Dans ces conditions, les femelles se gorgeant deux jours après l'émergence, les individus dont l'âge est compris entre 13 et 16 jours peuvent assurer la transmission de la maladie. Nos observations sur la longévité des femelles dans la nature ont montré que certains individus pouvaient atteindre cet âge durant la saison des pluies (paragraphe 4.3.2). D'autre part durant la plus grande

partie de l'année, et en particulier aux périodes de pullulation de l'espèce, saison des pluies et début de saison sèche, la température à l'intérieur des habitations, au lever du jour, est généralement supérieure à 25° C (SUBRA, 1972 c). On peut donc admettre que dans les conditions locales, la longévité des femelles de *C. p. fatigans* est suffisante pour qu'elles assurent la transmission de la maladie. Les souches de Tananarive et Bobo-Dioulasso doivent présenter entre elles certaines différences, mais il nous paraît peu probable que de telles différences jouent sur la durée d'évolution du parasite. En effet, *C. p. fatigans* présente à travers le monde une certaine homogénéité de comportement comme l'ont montré nos observations (SUBRA, 1972 c) et celles d'autres auteurs, en particulier en ce qui concerne l'oviposition et surtout le cycle de piqûre qui coïncide avec le rythme d'activité des microfilaries, ce qui constitue un facteur supplémentaire favorisant la transmission de la maladie.

La proportion de femelles atteignant un âge épidémiologiquement dangereux est évidemment peu élevée dans une population de moustiques. Cependant le nombre de ces femelles augmente avec la taille de la population et le risque d'infestation devrait donc s'accroître dans les années à venir en même temps qu'augmenteront les densités imaginaires de *C. p. fatigans*. De plus, il n'est pas nécessaire que le nombre de piqûres infectantes soit très élevé pour que soit assuré le maintien de la maladie dans une zone d'endémie : 1, 3 piqûre infectante par an peut maintenir un pourcentage de microfilariémie de 10 % chez la forme périodique de *W. bancrofti* (EDESON et WILSON, 1964). De même, en Afrique Occidentale, BRENGUES *et al.* (1968) ont montré que dans une zone de savane humide, 30 piqûres infectantes par habitant et par an suffisaient pour maintenir dans la population un pourcentage de porteurs de microfilaries voisin de 50 %. Dans ces conditions, il n'est pas indispensable que l'âge moyen d'une population soit très élevé pour que soit assuré un haut niveau de transmission et nous citerons à ce propos le cas de Rangoon où *C. p. fatigans* peut assurer la transmission de la maladie avec des pourcentages moyens de femelles pares comparables à ceux de Bobo-Dioulasso (DE MEILLON et SEBASTIAN, 1967).

Les souches ouest-africaines de *C. p. fatigans* sont-elles susceptibles de permettre dans la nature, l'évolution des souches rurales de *W. bancrofti* jusqu'au stade infectant, comme nous l'avons montré au laboratoire ? Les quelques recherches effectuées sur des moustiques sauvages ont été vaines jusqu'à présent. Il est vrai que le pourcentage des porteurs de microfilaries en ville même de Bobo-Dioulasso est relativement faible (de 1 à 10 % environ). Cependant, l'absence de transmission, à l'heure actuelle, ne saurait en rien préjuger de l'avenir. Il est fort possible, en effet qu'il se fasse une adaptation de la microfilaire au vecteur, qui se traduirait par une évolution normale du parasite chez les moustiques. Cette

hypothèse est basée sur le fait qu'il existe actuellement en Malaisie, des souches rurales de *W. bancrofti* transmises normalement par des moustiques ruraux et mal transmises par *C. p. fatigans*, et des souches urbaines bien transmises par *C. p. fatigans* et évoluant moins bien chez les moustiques ruraux (WHARTON, 1960). Il n'est pas impossible qu'une telle adaptation se produise également en Afrique de l'Ouest.

Nous voyons donc dans ce dernier point une raison supplémentaire pour estimer qu'avec les données actuelles (comportement des femelles favorisant au mieux la pullulation de l'espèce, cycle d'agressivité concordant avec le rythme d'activité du parasite, longévité du vecteur suffisante pour permettre aux microfilaires d'atteindre le stade infectant) et les données à venir (modifications apportées au milieu humain par l'immigration et l'accélération de l'urbanisation, hausse du niveau de vie) toutes les conditions seront réunies pour que la filariose à *W. bancrofti* s'installe en milieu urbain ouest-africain.

Dans ces conditions, la dénomination de « moustique d'avenir » que ROUBAUD (1933) avait attribuée à *C. p. autogenicus* peut également s'appliquer à *C. p. fatigans*.

Des méthodes de contrôle appropriées doivent donc être élaborées, d'autant qu'actuellement *C. p. fatigans* constitue une nuisance particulièrement gênante qui a déjà retenu l'attention des responsables de nombreux services d'hygiène.

Les méthodes de lutte biologique qui constitueraient les solutions idéales à tous les problèmes de contrôle, n'ont donné, en entomologie médicale, que des résultats très limités et devront encore faire l'objet de longues et patientes recherches. Aussi une lutte efficace contre *C. p. fatigans* ne peut être envisagée actuellement qu'avec l'aide de produits insecticides.

Ce problème peut être abordé dans deux directions : attaque du moustique dans sa phase préimaginale, ou au stade adulte.

Les grandes campagnes contre les vecteurs du paludisme sont axées sur la lutte imagicide par pulvérisations insecticides à l'intérieur des habitations. Leur but n'est pas d'éliminer tous les moustiques des zones traitées, mais seulement les femelles ayant atteint un âge épidémiologiquement dangereux. Le traitement des gîtes larvaires présente de grandes difficultés, en raison de l'éparpillement de ces gîtes et des portées de vol parfois importantes des anophèles.

La situation créée par *C. p. fatigans* doit être envisagée sous un angle tout différent. Le but recherché dans le contrôle d'une nuisance est l'élimination du plus grand nombre possible de femelles. Un tel résultat est difficilement envisageable par traitement des habitations. La lutte antilarvaire peut amener par contre de bons

résultats car les gîtes sont tous localisés en milieu urbain, à proximité des habitations. De plus, la faible portée de vol de cette espèce permet d'éliminer les possibilités de réinvasions massives. La multiplicité de ces gîtes pose sans doute un problème non négligeable, mais une prospection minutieuse peut le résoudre aisément.

La nature des produits à utiliser en fonction des gîtes à traiter, et la détermination de la fréquence des traitements font apparaître l'intérêt de solides études écologiques, préalablement à toute campagne.

Les caniveaux, où peuvent s'abreuver les volailles, doivent être réservés à des produits peu toxiques pour les vertébrés même si les traitements à effectuer sont plus fréquents. Le problème est différent avec les puisards dont les eaux ne sont destinées à aucun usage ultérieur. La durée d'efficacité est ici le premier objectif à atteindre, car le traitement de ce type de gîtes demande des délais considérables en raison du nombre élevé des puisards.

Dans le cas de Bobo-Dioulasso, il n'est pas indispensable de prévoir des traitements de saison sèche puisque l'espèce est peu abondante. En période de pluies, les gîtes doivent être fréquemment traités car les masses d'eau qu'ils reçoivent amènent une dilution rapide du produit. L'insecticide à utiliser n'aura donc pas nécessairement une grande rémanence. L'effort maximum doit être accompli en fin de saison sèche, période de pullulation de l'espèce. Les gîtes, devenus stables, pourront alors recevoir un produit rémanent. Par suite de l'accumulation de ce produit, 2 à 3 traitements, espacés de quelques semaines permettront ensuite d'atteindre la saison froide, ou même la saison sèche chaude, sans augmentation des densités préimaginales. Un premier essai de contrôle, basé sur ces principes, a d'ailleurs donné d'excellents résultats (SUBRA *et al.*, 1970).

De telles mesures ne constituent pas cependant la solution idéale à ce problème du contrôle de *C. p. fatigans*. La construction de systèmes d'évacuation des eaux usées peut seule amener une diminution et même la disparition de cette espèce. Ainsi l'homme pourrait-il arriver à maîtriser la pullulation de ce moustique qu'il favorise actuellement, de façon si malencontreuse.

REMERCIEMENTS.

Nous adressons nos vifs remerciements aux personnes qui nous ont apporté leur aide au cours de l'exécution de ce travail : M. le P^r BERGERARD, M. J. BRENGUES, J. COZ, M. le P^r GRENIER, M. J. HAMON, R. LE BERRE et J. MOUCHET. Nous remercions également M. R. ACCROMBESSI et V. K. QUEDRAOGO pour leur collaboration technique, et l'ensemble des personnels du laboratoire d'Entomologie du Centre Muraz qui ont participé aux captures sur le terrain.

Manuscrit reçu le 7 juillet 1972.

BIBLIOGRAPHIE (1)

- BRENGUES (J.), SUBRA (R.), MOUCHET (J.) et NELSON (G. S.), 1968. — La transmission de *Wuchereria bancrofti* Cobbold en Afrique Occidentale. *Bull. Org. mond. Santé*, **38**, 595-608.
- BRUNHES (J.), 1969. — Nouvelles données sur les vecteurs de *Wuchereria bancrofti* à Madagascar. Influence de la température sur la vitesse de développement du parasite et sur le taux d'infestation du vecteur. *Bull. Org. mond. Santé*, **40**, 763-769.
- CHINERY (W. A.), 1968. — Mosquito control in an urban environment with reference to the anti mosquito operations in Accra and Fema. *Ghana med. J.*, **7**, 205-209.
- COLLESS (D. H.), 1957. — Notes on the culicine mosquitoes of Singapore. III. Larval breeding-places. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **51**, 102-116.
- COZ (J.), GRUCHET (H.), CHAUVET (G.) et COZ (M.), 1961. — Estimation du taux de survie chez les anophèles. *Bull. Soc. Path. exot.*, **54**, 1353-1358.
- DETINOVA (T. S.), 1963. — Méthodes à appliquer pour classer par groupes d'âge les Diptères présentant une importance médicale. *Org. mond. Santé, Sér. Monogr.*, **47**, 220 p.
- DETINOVA (T. S.) and GILLIES (M. T.), 1964. — Observations on the determination of the age composition and epidemiological importance of populations of *Anopheles gambiae* Giles and *Anopheles funestus* Giles in Tanganyika. *Bull. Org. mond. Santé*, **30**, 23-28.
- EDESON (J. F. B.) and WILSON (T.), 1964. — The epidemiology of filariasis due to *Wuchereria bancrofti* and *Brugia malayi*. *Ann. Rev. Ent.*, **9**, 245-268.
- EVANS (A. M.), 1926. — Notes on Freetown mosquitos, with descriptions of new and little-known species. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **20**, 97-108.
- GIGLIOLI (M. E. C.), 1965. — The problem of age determination in *Anopheles melas* Theo. 1903, by Polovodova's method. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd.*, **3-4**, 157-177.
- GILLIES (M. T.) and WILKES (T. J.), 1965. — A study of the age-composition of populations of *Anopheles gambiae* Giles and *Anopheles funestus* Giles in North-Eastern Tanzania. *Bull. ent. Res.*, **56**, 237-262.
- GRUCHET (H.), 1962. — Etude de l'âge physiologique des femelles d'*Anopheles funestus* Giles dans la région de Miandrivazo, Madagascar. *Bull. Soc. Path. exot.*, **55**, 165-174.
- HAMON (J.) et al., 1961. — Les méthodes d'évaluation de l'âge physiologique des moustiques. *Bull. Soc. ent. France*, **66**, 137-161.
- HAMON (J.), 1963. — Les moustiques anthropophiles de la région de Bobo-Dioulasso (République de Haute-Volta). Cycles d'agressivité et variations saisonnières. *Ann. Soc. ent. France*, **132**, 85-144.
- HAMON (J.) et al., 1967. — *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, *Wuchereria bancrofti* Cobbold, et le développement de l'Afrique tropicale. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 217-237.
- HAYASHI (S.) and KURIHARA (T.), 1965. — Studies on the age of mosquitoes. I. The determination of physiological age of *Culex pipiens pallens* by the relics formed at ovarioles after the oviposition. *Jap. J. sanit. Zool.*, **16**, 29-33.
- HAYASHI (S.), YAMAMOTO (H.) and KURIHARA (T.), 1965. — Studies on the age of mosquitoes. II. Comparison of three determination methods: the relic observation, the tracheole method and the granule technique. *Jap. J. sanit. Zool.*, **16**, 34-40.
- HICKS (E. P.), 1932. — The transmission of *Wuchereria bancrofti* in Sierra Leone. *Ann. trop. Med. Parasit.*, **26**, 407-422.
- (*) HO KWEI MING and JUNG KUAN, 1965. — The relationship between the physiological age of *Culex fatigans* and its transmission of *Wuchereria bancrofti*. *Acta ent. Sin.*, **14**, 257-263.
- JOHNSON (W. B.), 1919. — Domestic mosquitoes of the Northern Provinces of Nigeria. *Bull. ent. Res.*, **9**, 325-332.
- JUMINER (B.), CAMERLYNCK (P.) et DIALLO (S.), 1968. — Evolution complète des stades larvaires de *Wuchereria bancrofti* (Cobbold, 1877) chez une souche dakaroise de *Culex (C.) pipiens fatigans* Wiedemann, 1828. *Arch. Inst. Past. Tunis*, **45**, 441-448.
- KRISHNAMURTI (B. S.) and PAL (R.), 1958. — A note on the comparative effect of different blood feed on egg productions of *C. fatigans*. *Bull. nat. Soc. Ind. Mal. Mosq. Dis.*, **7**, 27-29.
- LAURENCE (B. R.), 1963. — Natural mortality in two filarial vectors. *Bull. Org. mond. Santé*, **28**, 229-234.
- LAVERAN (A.), 1905. — Sur les Culicidés de la Guinée française et sur l'index endémique du paludisme dans cette région. *C. R. Soc. Biol., Paris*, **1**, 562-564.

(1) Les références marquées d'un astérisque (*) n'ont pas été consultées dans la langue originale mais d'après une analyse de langue anglaise.

- LE BERRE (R.), 1966. — Contribution à l'étude biologique et écologique de *Simulium damnosum* Theobald, 1903 (Diptera, Simuliidae). *Mémoires O.R.S.T.O.M., Paris*, **17**, 204 p.
- (*) LIU TUO, 1965. — Observations on the physiological age of *Culex pipiens pallens* Coquillett and *Aedes albopictus* Skuse. *Acta ent. sin.*, **14**, 179-185.
- MATHIS (M.), 1935. — Biologie de *Culex fatigans* de Dakar, élevé en série au laboratoire. *Bull. Soc. Path. exot.*, **28**, 577-581.
- MATTINGLY (P. F.), 1962 a. — Some considerations relating to the role of *Culex pipiens fatigans* Wiedemann in the transmission of human filariasis. *Bull. Org. mond. Santé*, **27**, 569-578.
- MATTINGLY (P. F.), 1962 b. — Population increases in *Culex pipiens fatigans*. A review of present knowledge. *Bull. Org. mond. Santé*, **27**, 579-594.
- MATTINGLY (P. F.), 1963. — The urban mosquito hazard today. *Bull. Org. mond. Santé*, **29**, suppl., 135-139.
- MEILLON (B. DE) and KHAN (Z. H.), 1967. — Examples of the use of simple age-grading in the assessment of *Culex pipiens fatigans* populations. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 169-174.
- MEILLON (B. DE) and SEBASTIAN (A.), 1967. — Qualitative and quantitative characteristics of adult *Culex pipiens fatigans* populations according to time, site and place of capture. *Bull. Org. mond. Santé*, **36**, 75-80.
- MOUCHET (J.) et al., 1960. — La résistance aux insecticides chez *Culex pipiens fatigans* Wied. et les problèmes d'hygiène urbaine au Cameroun. *Méd. trop.*, **20**, 447-456.
- MOUCHET (J.), DEJARDIN (J.) et SUBRA (R.), 1968. — Sensibilité aux insecticides de *Culex pipiens fatigans* en Afrique de l'Ouest. *Méd. trop.*, **28**, 374-394.
- NASCIMENTO (L. P. DO), 1968. — Observações sobre variação estacional de densidade, ciclo gonotrófico e longevidade do *Culex pipiens fatigans* na cidade do Rio de Janeiro. *Rev. bras. Malariol. D. trop.*, **20**, 259-277.
- ROSS (R.), 1905. — The logical basis of the sanitary policy of mosquito reduction. *Brit. med. J.*, **1**, 1025-1029.
- ROUBAUD (E.), 1933. — Essai synthétique sur la vie du moustique commun (*Culex pipiens*). L'évolution humaine et les adaptations biologiques du moustique. *Ann. Sc. nat. Bot. Zool.*, **16**, 5-168.
- ROUBAUD (E.), 1934. — Observations sur la fécondité des Anophélinae. *Bull. Soc. Path. exot.*, **27**, 853-854.
- ROUBAUD (E.) et METZGER (J.), 1934. — Influence du sang d'oiseau sur la fécondité du moustique commun, *Culex pipiens* L. *Bull. Soc. Path. exot.*, **27**, 666-667.
- ROZEBOOM (L. E.), BHATTACHARYA (N. C.) and GILOTRA (S. K.), 1968. — Observations on the transmission of filariasis in urban Calcutta. *Amer. J. Epidem.*, **87**, 616-632.
- SAMARAWICKREMA (W. A.), 1962. — Follicular relics in wild-caught *Culex pipiens fatigans* Wied in Ceylon. *Bull. Org. mond. Santé*, **27**, 637-640.
- SAMARAWICKREMA (W. A.), 1967. — A study of the age-composition of natural populations of *Culex pipiens fatigans* Wiedemann in relation to the transmission of filariasis due to *Wuchereria bancrofti* (Cobbold) in Ceylon. *Bull. Org. mond. Santé*, **37**, 117-137.
- SASA (M.), KURIHARA (T.) and HARINASUTA (C.), 1965. — Studies on mosquitoes and their natural enemies in Bangkok. Part. I. Observations on the bionomics of *Culex pipiens fatigans* Wiedemann. *Japan. J. exp. Med.*, **35**, 23-49.
- SCHNEIDER (F.), 1962. — Dispersal and migration. *Ann. Rev. Ent.*, **7**, 223-242.
- SERVICE (M. W.), 1963. — The ecology of the mosquitoes of the northern guinea savannah of Nigeria. *Bull. ent. Res.*, **54**, 601-632.
- SERVICE (M. W.), 1966. — The replacement of *Culex nebulosus* Theo. by *Culex pipiens fatigans* Wied. (Diptera, Culicidae) in towns in Nigeria. *Bull. ent. Res.*, **56**, 407-415.
- SIMPSON (J. J.), 1911. — Entomological Research in British West Africa. I. Gambia. *Bull. ent. Res.*, **2**, 187-239.
- SIMPSON (J. J.), 1914. — Entomological Research in British West Africa. V. Gold Coast. *Bull. ent. Res.*, **5**, 1-36.
- STONE (A.), KNIGHT (K.) and STARKE (H.), 1959. — A synoptic catalog of the mosquitoes of the world (Diptera, Culicidae). *The Thomas Say Foundation*, **6**, 358 p.
- STRONG (R. P.), 1930. — The african republic of Liberia and the belgian Congo. *Harvard University Press, Cambridge*, 1.064 p.
- SUBRA (R.), 1965. — *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, vecteur possible de la filariose urbaine à *Wuchereria bancrofti* Cobbold en Afrique de l'Ouest. Rap. fin. multigr. 5^e Conf. techn. O.C.C.G.E., Bobo-Dioulasso, **1**, 193-195.

- SUBRA (R.) *et al.*, 1966. — Enquête sur la fréquence de la filariose de Bancroft dans la vallée du Sourou. Rap. multigr. O.C.C.G.E., Bobo-Dioulasso, 15/Rap. Doc., 12 p.
- SUBRA (R.), 1970. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Lieux de repos des adultes. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **8**, 353-376.
- SUBRA (R.), BOUCHITE (B.) et GAYRAL (Ph.), 1970. — Evaluation à grande échelle du dursban et de l'abate pour le contrôle des larves de *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828, dans la ville de Bobo-Dioulasso (Haute-Volta). *Med. trop.*, **30**, 393-402.
- SUBRA (R.), 1971 a. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Dynamique des populations préimaginales. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **9**, 69-98.
- SUBRA (R.), 1971 b. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Rythme de ponte et facteurs conditionnant l'oviposition. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **9**, 317-322.
- SUBRA (R.), 1972 a. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Différenciation de diverses souches par leurs relations d'incompatibilités sexuelles. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **10**, 37-45.
- SUBRA (R.), 1972 b. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Longévité et déplacements d'adultes marqués avec des poudres fluorescentes. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **10**, 336.
- SUBRA (R.), 1972 c. — Etudes écologiques sur *Culex pipiens fatigans* Wiedemann, 1828 (Diptera, Culicidae) dans une zone urbaine de savane soudanienne ouest-africaine. Tendances endo-exaphages et cycle d'agressivité. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Ent. méd. Parasitol.*, **10**.
- TATE (P.) and VINCENT (M.), 1936. — The biology of autogenous and anautogenous races of *Culex pipiens* L. (Diptera, Culicidae). *Parasitol.*, **28**, 115-145.
- TEESDALE (C.), 1959. — Observations on the mosquito fauna of Mombasa. *Bull. ent. Res.*, **50**, 191-208.
- WHARTON (R. H.), 1960. — Studies on filariasis in Malaya: field and laboratory investigations of the vectors of a rural strain of *Wuchereria bancrofti*. *Ann. trop. Med. Parasitol.*, **54**, 78-91.

